P. 1956

TOME XXVIII. Fasc. 2 — 1er AOUT 1963

REVUE DE MYCOLOGIE

Paraissant 5 fois par an

Fascicule consacré à la Mycologie et la Phytopathologie tropicales

publiée et dirigée par

ROGER HEIM
Membre de l'Institut (Académie des Sciences)
Directeur du Muséum National

Rédacteur principal :
CLAUDE MOREAU

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

LABORATOIRE DE CRYPTOGAMIE
DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
PARIS

LABORATOIRE DE MYCOLOGIE ET PHYTOPATHOLOGIE TROPICALES
DE L'ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES

12, RUE DE BUFFON, PARIS Ve

Périodique subventionné par le Centre National de la Recherche Scientifique

TOME XXVIII, FASC. 2 1er AOUT 1963

SOMMAIRE

Travaux originaux

Roger HEIM. — L'*Armillariella elegans* Heim (Pl. col. III; avec 9 fig. 89

R. DADANT. — Contribution à l'étude du pourridié du Caféier causé par le *Clitocybe elegans* Heim à Madagascar. Ses relations avec le *Trichoderma viride* Pers. (Pl. V, VI et VII, avec 16 fig.) 95

Source : MNHN, Paris

Pr 1956

L'*Armillariella elegans* Heim

par Roger HEIM

(Pl. col. III)

■

Description de la forme sylvestre malgache

Chapeau de 15 à 20 mm de large, plan convexe, à peine et largement umboné, d'un crème jaune orangé (K 153 D un peu foncé), au centre brun orangé (K 138 clair), marqué de mèches hispides ponctiformes, très visibles, plus petites et plus distantes vers les bords, brun marron foncé, espacées, mais couvrant tout le chapeau; marge sinuée, involutée, striée-subcannelée par transparence, blanchâtre.

Stipe de 3-4,5 × 0,25-0,30 cm, assez mince, floconneux ocracé, très clair au milieu, blanc en haut; se renflant peu à peu vers la base où il se montre épais (4-5 mm) et plus foncé; muni d'un anneau supère, tombant, lacinié, blanchâtre en dessus, couleur miel en dessous; crème et lisse au-dessus de l'anneau, ponctué de mèches hispides floconneuses, blanchâtres au-dessous.

Lamelles crème rosé (K 58 B), épaisses, plutôt distantes, décurrentes, se prolongeant — mais en filet — sur la plus grande partie du stipe les séparant de l'anneau; accompagnées de deux séries de lamellules.

Chair très mince, dans le chapeau blanc crème, fibro-tordue dans le pied; à odeur peu distincte, à saveur douce; gaïac, gaïacol, SO^4Fe sans action.

Basidiospores de 7-8,4 × 5-5,8 μ, brièvement obovoïdes, nettement obovales en profil frontal, amygdaliformes, étirées vers le sommet, à arête dorsale rectiligne en profil dorsiventral.

Basides claviformes-allongées, à long col, de 31-33 × 8,8-9,1 μ, tétraspores.

Conné par 4, sur le bois mort pourrissant d'un talus, Montagne d'Ambre (nord de Madagascar, 26-1-1935, leg. R. Heim, n° L 64).

Nous avons retrouvé cette espèce au Cameroun, près du littoral atlantique, aux environs de Batanga, le 20 août 1946 (Q 61), sous une

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

forme très voisine, mais nettement plus pâle, à chapeau strié, de 2 à 2,5 cm de diamètre, pareillement ponctué de mèches floconneuses brunâtres sur fond crème, à anneau déchiré et supère, à pied très fibreux, de 2,5-3,5 cm de haut sur 3 mm de large, se rétrécissant légèrement avant de se renfler un peu mais nettement à la base et adhérant au support ligneux par un pseudo-disque de fixation. Les spores sont, dans ces échantillons (4), distinctement plus courtes que sur les spécimens du type malgache, leur donnant une silhouette un peu plus globuleuse, mesurant 6,2-7,4 × 4,9-5,8 μ.

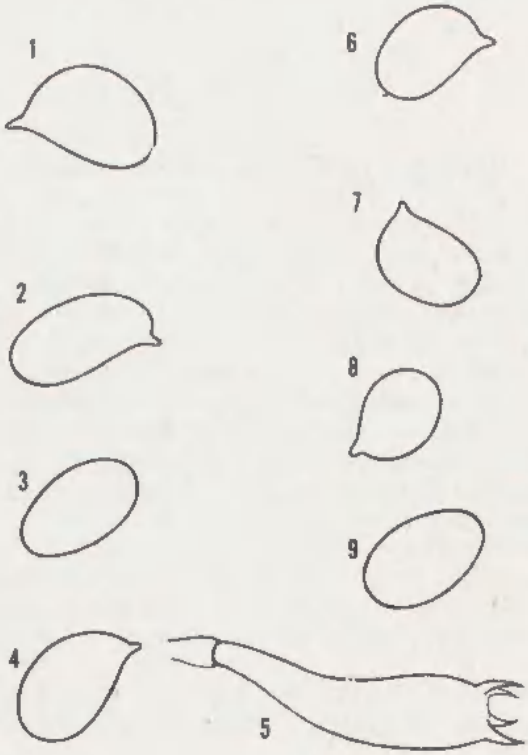


Fig. 1 - 9. — *Clitocybe (Armillariella) elegans* Heim. De 1 à 5, basidiospores et baside d'échantillons malgaches (L 64); 6 à 9, basidiospores d'échantillons camerounais (Q 61). Forme sauvage et type. 1-4, 6-9 : × 2 000; 5 : × 1 000.

Une troisième récolte avait été faite entre temps au cours d'une de nos expéditions en Côte d'Ivoire, au début d'avril 1939, dans la forêt de cime du Mont Tonkoui, vers 1 000 m d'altitude. Cette sorte, de

Source : MNHN, Paris

dimensions comparables aux précédentes, à chair pelliculaire, croissant sur bois mort, a pourri presque instantanément (C 44). Elle était accompagnée de rhizomorphes noirs, de faible diamètre.

Observations

Cette forme tropicale remarquable nous est apparue, lors de sa récolte, fort proche de l'*Armillariella* ou *Clitocybe mellea* plutôt que du *Clitocybe tabescens* exannulé, paraissant peu rare dans les régions tropicales où il provoque des méfaits sur diverses plantes (notamment sur *Albizzia*, à Madagascar, sur *Cinchona* en Guinée) (nous l'avons examiné, de Madagascar, à un état avancé, sous le n° P 29, v. Pl. III, fig. 3). Mais des observations nouvelles nous ont, depuis, incité à réviser quelque peu notre opinion.

Nous avions très succinctement mentionné la forme sylvestre dans une note sur les maladies des *Albizzia* à Madagascar (R. Heim et G. Bouriquet, *Rev. de Bot. appliq.*, p. 407, 1937) où nous écrivions à propos d'un pourridié de ces arbres : « L'ensemble de nos remarques conduit à admettre qu'il s'agit des attaques d'un champignon basidiomycète, provoquant un pourridié typique, à palmettes divergentes, déterminant un brunissement du bois, analogue par ses méfaits à celui de l'*Armillariella mellea*, mais l'hypothèse qu'il s'agirait de ce dernier ne peut être *a priori* acceptée : en effet, il semble bien que ce champignon soit très rare à Madagascar; l'espèce voisine, *Armillariella elegans* Heim, n'est pas parasite et croît, d'ailleurs, sur les talus de latérite; enfin, aucun spécimen d'Armillaire couleur de miel n'a été observé dans le cas [en question] auprès des arbres malades ou morts ni sur les caféiers voisins ». Et nous ajoutions : « Cependant des attaques d'*Armill. mellea* et d'*Armill. fuscipes* ont été signalées à Ceylan par C. H. Gadd, sur *Albizzia lopantha* au voisinage des théiers souvent gravement atteints par ces mêmes agaricacées ».

Des investigations attentives sur le pourridié des *Albizzia* et des caféiers méritaient d'être entreprises à nouveau, et avec persistance, dans la Grande Ile. C'est ce que nous avions proposé à M. R. Dadant qui a transcrit ci-après ses intéressantes observations à cet égard. Elles rejoignent nos hypothèses. La forme *elegans* est une entité sylvestre, propre à la grande forêt, et différente à la fois du *mellea* et du *tabescens*. L'*Armillariella* typique, tel que nous le connaissons en Europe, ne se retrouve pas à Madagascar; nous restons sceptique quant à la présence de l'espèce-type dans les régions chaudes sur les arbres de culture. Par contre, l'entité qui attaque ceux-ci dans la Grande Ile — et que R. Dadant a mise en évidence — ressemble vivement, à l'état adulte, au *Clitocybe tabescens*, et c'est sous ce nom que nous avions été tenté de le caractériser précédemment sur les arbres

Source : MNHN, Paris

LÉGENDE DE LA PLANCHE III

Clitocybe (Armillariella) elegans R. Heim : forme sauvage.

FIG. 1. — Sur bois mort, talus, forêt d'Ambre (Madagascar), 26-1-1935, n° L 64, leg. R. Heim.

FIG. 2. — Sur le bois, en forêt, Batanga, près du littoral atlantique (Cameroun), 20-8-1946, n° Q 61, leg. R. Heim.

Clitocybe (Armillariella) elegans R. Heim : forme parasite d'arbres de culture.

FIG. 3. — Echantillons âgés. Sur caféier, côte est de Madagascar, n° P 29 (R. Heim).

FIG. 4. — Echantillons jeunes. Sur caféier, mêmes lieux, 1961, leg. R. Dadant.

Gr. nat.

Source : MNHN, Paris

Clitocybe (Armillariella) **elegans** R. Heim

Source : MNHN, Paris

d'ombrage des caféiers de la côte orientale malgache. L'étude de Dadant, qui en a suivi le développement, montre d'autre part sa proximité au moins intime avec l'*elegans* dans la première phase de son évolution ontogénique : anneau éphémère, écailles subponctiformes, érigées, distantes et typiques sur le chapeau, lames décurrentes mais seulement en filet, tout au moins à l'état jeune. Enfin, l'anneau se perd très vite, le champignon brunit fortement avec l'âge, les rhizomorphes sont rares et moins gros : trois caractères propres au *tabescens*. De plus, les exemplaires et les photographies prises par M. Dadant, et qui accompagnent son travail, conduisent à une position qui nous paraît désormais irréfutable.

Notre opinion est donc bien assurée : le champignon de Madagascar, propre aux peuplements de caféiers et d'*Albizzia*, n'est qu'une forme individualisée, parasite et luxuriante, adaptée aux *Coffea* et *Albizzia*, du *Clitocybe elegans;* celui-ci *sauvage, tropical, sylvatique, suprophyte* et *mineur* (de petite taille) vient s'ajouter aux Clitocybes de la stirpe *mellea* avec ses caractères particuliers, plus différents encore du type *mellea* qu'ils n'en sont du *tabescens*.

Il resterait à revoir de près les publications antérieures de divers auteurs relatives au pourridié produit par les Armillaires dans les régions intertropicales, et à préciser définitivement les taxa auxquels les formes ainsi examinées ou expérimentées se rattachent.

L'espèce *elegans* est très voisine de la petite forme décrite du Cameroun par P. Hennings sous le nom d'*Armillaria mellea* var. *camerunensis* (*Fungi camerunenses*. I : Engler's botan. Jahrbüch., p. 107, 1895), mais nous distinguerons cependant l'un de l'autre ces deux champignons puisque les descriptions ne concordent pas sur des points notables : celui de Hennings est plus petit encore (chapeau de 1/2 à 1 cm de diamètre), le pied nettement plus court (1 à 2 cm), et surtout l'anneau ample et les spores subglobuleuses, de 7-8 μ de diamètre. Le collecteur a noté de longs rhizomorphes sur le tronc mort qui servait de support. Cependant, la proximité entre les deux Armillaires reste étroite : formes mineures, au chapeau ponctué de petites squames foncées et subconiques, lames subdécurrentes. Il est donc possible que le champignon recueilli par le collecteur de Hennings soit le nôtre, mais il serait imprudent de l'affirmer en raison de l'absence de *type* et de l'insuffisance — ou la vraisemblable inexactitude — de certaines indications portées dans la diagnose.

Bien entendu, malgré son anneau, nous rattacherons l'*elegans* au genre *Clitocybe* comme nous l'admettons pour le *mellea*, la présence de la collerette n'ayant aucune signification péremptoire; la dénomination définitive proposée est donc bien *Clitocybe* (*Armillariella*) *elegans* Heim (1937), dont la brève diagnose latine est la suivante :

Source : MNHN, Paris

Clitocybe (Armillariella) ***elegans*** Heim, nov. sp.

Pileo 15-25 mm lato, convexo, vix umbonato, fundo cremeo, squamis hispidis, ponctiformibus, diu erectis, distantibus, e rufo obscure brunneo operto, margine diu incurvo, striato. Stipite floccoso, ochraceo, superne albo, inferne incrassato, annulo demisso, laciniato, albido, fugaci, primum aliquot squamulis caducis comitato. Lamellis ex incarnatis eburneis, subdistantibus, subcrassis, dente decurrentibus. Carne tenuissima, ex eburnea alba. Sporis obovatis, levibus, 6,2-8,4 × 5-5,8 μ. *Connata in ligno emortuo, en prisca silva; parasita quoque in Coffea Albizziaque. Madagascar, Cameroun, Côte d'Ivoire. Typi depositi sunt in Herbario Musei Nat. Hist. Nat. Lutetiani,* Montagne d'Ambre, Madagascar, n° L 64, leg. R. Heim, 26/1/1935.

Source : MNHN, Paris

« Le présent travail de M. R. Dadant, directeur de recherches à l'O.R.S.T.O.M., a été réalisé et est publié ici dans le cadre de l'activité de l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer. »

Contribution à l'étude du pourridié du Caféier causé par le *Clitocybe elegans* Heim à Madagascar

Ses relations avec le *Trichoderma viride* Pers.

Par R. DADANT (La Réunion)

(Pl. V, VI et VII)

■

PREMIÈRE PARTIE

LE POURRIDIÉ PROVOQUÉ PAR LE *CLITOCYBE ELEGANS* HEIM

A. — Symptômes

Depuis leur établissement, les plantations de Caféiers *Robusta* et *Kouilou* à Madagascar sont en butte aux attaques d'une des plus graves maladies radiculaires des cultures arbustives : le pourridié provoqué par le *Clitocybe*.

Ce Champignon, présent sur la grande partie de la côte Est, attaque de très nombreuses plantations, principalement celles établies sur les terres alluvionnaires le long de grands fleuves : Mananjary, Faraony, Amatitana (fig. 1), qui sont précisément, à Madagascar, les terres les plus favorables à la culture du Caféier. Il a été pour la première fois signalé dans cette région sur Caféiers et Albizzias par R. Heim et G. Bouriquet (1937) (41).

Ce pourridié détermine dans les plantations la formation de « taches » d'étendue variant de quelques mètres carrés à plusieurs

Source : MNHN, Paris

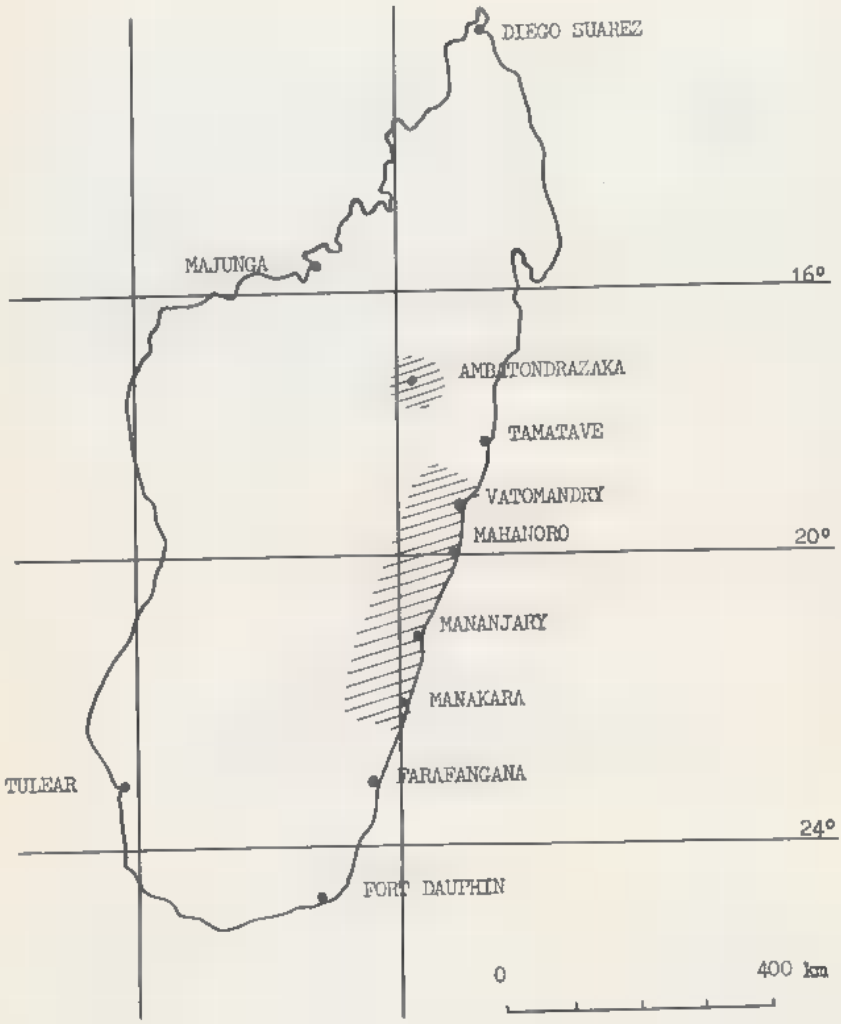
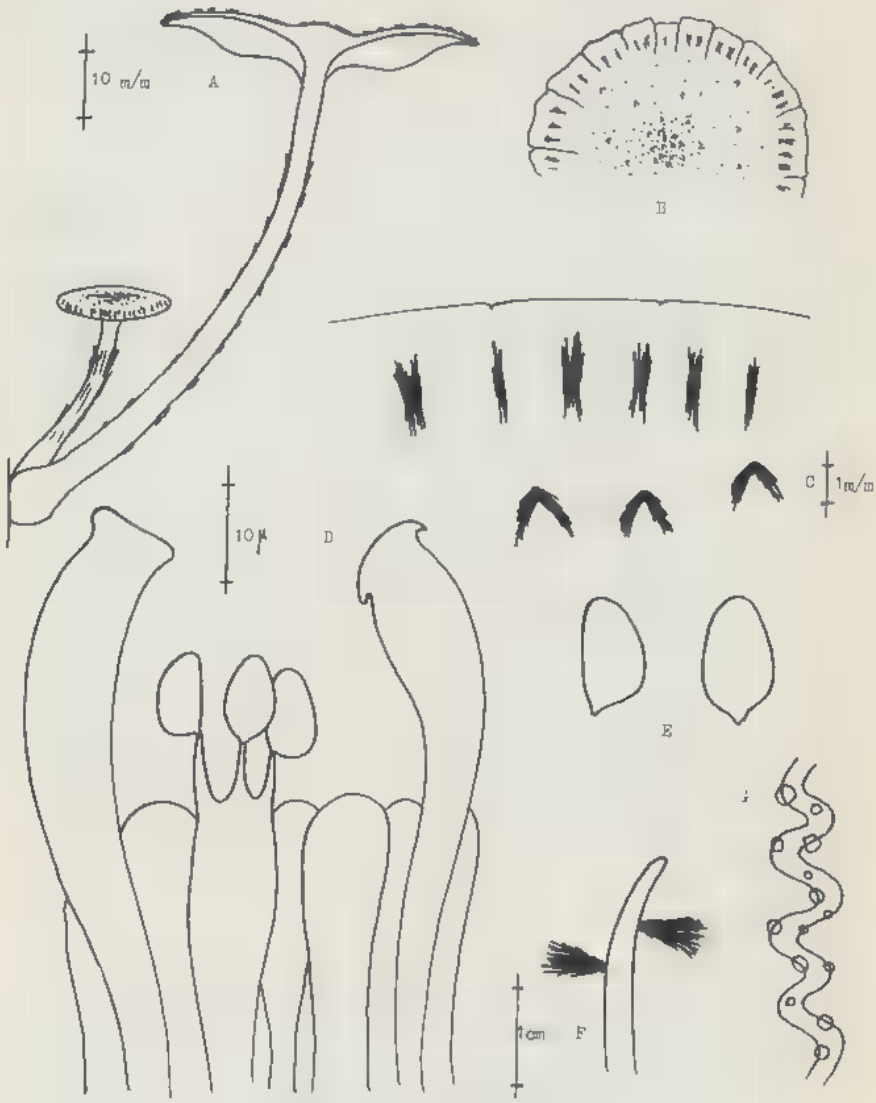


Fig. 1. — Régions où furent effectuées les observations de la présente étude.

hectares où les Caféiers et arbres d'ombrage meurent et disparaissent en totalité. Par suite de l'extension de la maladie de proche en proche ces plages s'étendent lentement en tache d'huile à la vitesse moyenne d'un rang de Caféiers par an. Ce phénomène aboutit à la formation de véritables clairières où seules quelques plantes peuvent se développer sans subir la maladie : Graminées et *Lantana camara*.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE IV



Clitocybe elegans Heim

A — Fructification; B — Chapeau face supérieure; C — Détail des ornementations du chapeau; D — Hyménium, coupe transversale; E — Basidiospores; F — Rhizomorphe : extrémité aérienne avec touffes d'hyphes; G — Détail d'une hyphe constitutive du rhizomorphe.

Source : MNHN, Paris

Les premiers symptômes sur le feuillage et l'écorce de l'arbre ne sont observables que longtemps après les contaminations alors que le parasite a envahi la plus grande partie du système radiculaire.

Les contaminations artificielles que nous avons effectuées nous ont montré, par exemple, que des *Albizzia Lebbek* pouvaient vivre pendant deux années avant de présenter les premiers symptômes visibles.

Le premier de ceux-ci est le dépérissement du feuillage dans son ensemble. Il jaunit, puis les feuilles tombent.

Ces observations sont faites sur la totalité du feuillage de l'arbre examiné et non d'un côté seulement comme cela se produit dans certains cas, dont les trachéomycoses.

A ce stade, le parasite commence à envahir le tronc par la base, toujours en commençant par le cambium. Des palmettes mycéliennes progressent entre tronc et écorce, de bas en haut, souvent sur toute la périphérie du tronc. Ces formations, aux extrémités supérieures plus ou moins digitées ou en éventail, présentent une couleur blanc crème et exhalent une odeur fongique très marquée; elles sont, de plus, fortement lumineuses.

Par la suite, au fur et à mesure de la progression du parasite, de nouvelles lames mycéliennes envahissent l'écorce dans son épaisseur d'une façon concentrique et extérieure aux premières.

A ce stade, le feuillage de l'arbre tombe et ce dernier meurt rapidement.

Ce n'est qu'alors ou même beaucoup plus tard que les lames mycéliennes envahissent la base du tronc dans sa masse en commençant très généralement par les rayons médullaires, dans le sens radial.

Il est alors convenu d'appeler xylostromes, ces formations envahissant le bois, et qui poursuivent leur progression bien après la mort apparente de l'hôte; ils gagnent la souche dans toute sa masse. C'est ainsi que le Champignon peut rester vivant pendant 5 à 7 ans, à l'abri dans les grosses souches dont rien alors n'indique la présence à la surface du sol.

Aussi bien sur racine que sur tronc, le développement du parasite entre bois et écorce entraîne, par gonflement, le craquèlement de cette dernière, selon des écailles ou des rectangles. Les dispositions de ces craquelures permettent à un observateur exercé de distinguer à distance les attaques du *Clitocybe* de celles du *Phellinus scruposus*. (Ce dernier, parasite de faiblesse de l'*Albizzia Lebbek*, provoque la formation de très longues craquelures verticales le long du tronc). Par ces fentes se développent de nouvelles lames mycéliennes donnant tout à fait l'impression d'être éjectées, extrusées vers l'extérieur par la pression interne. Alors que les formations fongiques restant à l'abri sous l'écorce présentent un faible assombrissement de leur couleur, les formations externes présentent au contraire un très rapide noir-

Source : MNHN, Paris

cissement en même temps qu'elles deviennent fortement carbonacées, cassantes et fragiles.

Remarquons que ce phénomène se produit aussi bien à la surface des racines que du tronc; on ne peut donc affirmer, comme l'ont fait certains auteurs, que la lumière provoque ce noircissement.

Nous avons remarqué sur les lames mycéliennes se développant entre bois et écorce la présence de perforations sur lesquelles insiste Rhoads (60). Il en fait un des caractères distinctifs entre le *Clitocybe tabescens* et l'*Armillaria mellea*. Ces perforations seraient plus ou moins liées à l'espèce *C. tabescens*.

Remarquons d'autre part que malgré les milliers d'arrachages que nous avons effectués, ce n'est que tout à fait exceptionnellement que nous avons pu observer des rhizomorphes. Les formations observées présentaient un développement très limité et ne s'éloignaient pas à plus de 10 à 20 cm de la racine émettrice.

Les fructifications apparaissent en grand nombre à la base des arbres d'ombrage (*Albizzia Lebbek* et *Albizzia stipulata*) au début de la saison fraîche (mai-juin).

L'agent de cette maladie n'est pas dispersé à l'état diffus sur la surface des plantations mais uniquement localisé selon des « taches ». La vitesse d'extension de la maladie présente de grandes variations d'une tache à l'autre. On observe quelquefois des taches stabilisées, ne semblant pas s'être étendues depuis plusieurs années.

Malgré tous nos efforts, nous n'avons jamais pu mettre en évidence une corrélation entre la présence de taches de pourridié ou la vitesse d'extension et un facteur agronomique ou pédologique quelconque, si ce n'est avec la teneur en humus dans certains cas très rares ainsi que nous le verrons plus loin.

■. — Dégâts

Les dégâts provoqués par ce Champignon sont importants aussi bien du fait de sa fréquence que de sa virulence.

Il n'est pas rare de constater qu'à force de s'étendre, des taches de pourridié, qui, à l'origine, étaient nettement distinctes et séparées par plusieurs centaines de mètres de plantation parfaitement saines, deviennent confluentes et couvrent un pourcentage important de la surface plantée. Certaines aires sont ainsi détruites dans la proportion de 90 %. On ne doit pas oublier, en effet, que tout arbre atteint meurt et qu'aucun cas de guérison n'a jamais été constaté.

Les conséquences de cette maladie sont aggravées par le fait que le sol, n'étant plus ombragé, est, ou bien envahi par des plantes indésirables (*Lantana camara*), ou bien attaqué par l'érosion.

Source : MNHN, Paris

C. — Agent pathogène

1) ***Fructifications.***

a) Caractères macroscopiques.

Les fructifications du Champignon apparaissent très fréquemment et en un grand nombre d'individus à la fin de la saison des pluies, c'est-à-dire en avril, mai, juin. Cette saison correspond également au début de la saison fraîche. Il semble que ce soit la forte humidité de l'atmosphère et du sol liée à un sensible rafraîchissement de la température qui déterminent leur apparition. Il est à remarquer à ce sujet que, même sur la côte Est de Madagascar, des différences très sensibles de pluviométrie, d'humidité et de température sont observées au cours de l'année.

Dans ces régions, la température moyenne annuelle est de 24° environ et la chute d'eau annuelle de 2 à 3 m.

Ces fructifications apparaissent le plus souvent sur le tronc d'*Albizzia stipulata* et d'*Albizzia Lebbek*.

Elles sont beaucoup plus rares sur Caféier, mais on les observe quelquefois sur les grosses racines à la surface du sol ou très légèrement enterrées sous un ou deux centimètres. Mais dans la plus grande majorité des cas, elles se forment à la base du tronc depuis le niveau du sol jusqu'à une hauteur de 2 à 3 m. Dans certains cas, elles sont observées jusqu'à une hauteur de 4 à 5 mètres. Nous parlons ici de troncs encore en place, érigés; sur les troncs abattus, elles peuvent se trouver à des distances encore plus grandes de la base initiale.

Sur l'*A. stipulata*, l'*A. Lebbek* et le Caféiers, les fructifications ne se forment que sur les individus complètement morts, du fait de la maladie, et en général totalement secs. Mais dans le cas de *Manihot glaziowii*, qui est une espèce particulièrement sensible au pourridié, on observe fréquemment des fructifications à la base du tronc chez des individus fortement atteints par le parasite, mais non encore morts et portant leur feuillage.

Dans tous les cas, les fructifications sont toujours disposées par groupe d'au moins une dizaine d'individus. Dans quelques cas, les carpophores groupés en touffes forment un manchon continu ceinturant l'arbre sur toute sa périphérie et sur un à deux mètres de hauteur. Il est très fréquent de rencontrer des développements de plusieurs centaines d'individus groupés par touffes de 10 à 15. Chaque groupe comprend des réceptacles de plusieurs âges offrant en quelque sorte un développement continu.

Les jeunes individus ont une forme globuleuse : un stipe court portant un chapeau presque sphérique. Déjà à ce stade la face supé-

Source : MNHN, Paris

rieure du chapeau offre des ornementations très fréquentes et très rapprochées. Ces écailles, brunes à marron foncé, donnent une coloration générale sombre au jeune chapeau.

Par la suite, en raison du développement de celui-ci, ces ornementations s'éloignent les unes des autres et semblent alors moins fréquentes de sorte que la teinte générale du chapeau ira en s'éclaircissant jusqu'au maximum de développement de ce dernier. Ensuite, la coloration générale du Champignon, indépendamment des ornementations, ira en s'assombrissant au fur et à mesure que celui-ci se rapproche de la décrépitude. Au cours du développement du carpophore, du stade jeune au stade adulte, on assiste à une augmentation du rayon de courbure du chapeau qui devient de moins en moins convexe. Sur un Champignon adulte, (ce piléus) présente un profil à peu près plat ou légèrement évasé en entonnoir. Dans tous les cas, un mamelon peu proéminent est nettement observable au centre.

Le voile disparaît très tôt ne laissant que quelques mèches ou peluches sur le stipe sans former à aucun moment un anneau nettement caractérisé. Un examen plus attentif des ornementations de la face supérieure du chapeau montre que ces dernières sont orientées selon deux systèmes différents :

a) petites peluches constituées de filaments disposés selon un angle droit, la pointe dirigée vers la périphérie, plus nombreuses vers le centre;

b) peluches plus grandes en formes de X et disposées uniquement sur le bord du chapeau selon une fréquence régulière.

Indépendamment de ces ornementations, la face supérieure du chapeau présente une coloration continue tan clair allant en s'assombrissant vers le mamelon central.

Une section radiale dans le chapeau met en évidence la faible épaisseur de la chair, de 4 à 5 fois plus faible que la hauteur des lames et lamelles. Ces dernières, adnées ou faiblement décurrentes, sont d'une coloration très claire. De nombreuses lamellules se trouvent à la périphérie.

Le stipe est relativement long et mince, élégant, sa longueur en général deux fois le diamètre du chapeau. Il est légèrement plus large à la base qu'au sommet et présente une faible courbure. Sa surface, couverte de peluches très claires, présente une coloration plus foncée que celle du chapeau et s'assombrissant vers la base. En coupe, la périphérie du stipe se montre légèrement fibreuse. Le centre occupé par un tissu très lâche et clair chez la forme adulte devient fréquemment creux chez la forme âgée. Le pied s'épanouit en une base, commune à la dizaine d'individus formant le groupe de fructifications.

Source : MNHN, Paris

b) Caractères microscopiques.

Hyménium. L'hyménium est continu sur toute la hauteur des lames. Les basides, relativement espacées, mesurent, à maturité, 25 × 8 μ.

Elles portent de 3 à 5 basidiospores, le plus souvent quatre de 8,9 μ de hauteur sur 6,2 μ de largeur radiale. La longueur moyenne des stérigmates est de 6,2 μ. Les pseudo-paraphyses ont sensiblement le même diamètre que les basides. Elles se trouvent plus ou moins en retrait de ces dernières. Les cystides méritent une attention spéciale par la morphologie de leur sommet. Ce dernier est sensiblement tabulaire avec un bourrelet à bord quelquefois retombant. Elles dépassent de 10 à 30 μ le sommet des basides et ont en moyenne 7,1 μ de diamètre à leur partie la plus large; leur sommet tabulaire, plus étroit, n'a que 6,2 μ de diamètre. La chair du pied et du chapeau ne présente pas de caractères microscopiques bien remarquables. Elle est constituée d'hyphes à cellules plus ou moins lâches non ornementées, hyalines, de longueur et de diamètre très variables (50 à 200 μ et 5 à 20 μ respectivement).

Les peluches du chapeau disposées sur celui-ci sont constituées d'un agrégat de cellules à liaison entre elles très lâche présentant une orientation générale dans un sens privilégié (sens radiale pour les peluches périphériques). Ces cellules sont bistre, sans ornementation, et ont 15 μ de diamètre et 50 μ de long en moyenne.

2) ***Palmettes et xylostromes.***

Développés dans la nature au niveau du cambium des arbres atteints, ces organes sont constitués d'un pseudo-prosenchyme de structure feutrée très serrée. Les hyphes qui les composent sont hyalines, sans ornementation et ont un diamètre de 1 à 2 μ.

3) ***Caractères culturaux.***

a) Isolements.

Les isolements en cultures pures s'effectuent sans difficulté si on prend la précaution de partir de palmettes mycéliennes fraîches.

On commence par repérer un arbre atteint de la maladie et se trouvant à tel stade que le front d'attaque des palmettes mycéliennes sur le tronc, entre le bois et l'écorce, soit facilement accessible.

Bien que les isolements puissent très bien être effectués à partir de n'importe quelle espèce atteinte (Caféier, *Albizzia stipulata, Manihot glaziovii, Manihot utilissima*), c'est à partir de l'*Albizzia Lebbek* qu'on opérera le plus souvent pour des raisons de facilité (l'écorce

Source : MNHN, Paris

épaisse s'enlève facilement) et de fréquence (c'est l'arbre d'ombrage des Caféiers le plus courant).

Au niveau du front de progression des palmettes fongiques (niveau repéré par les craquelures et quelques sondages), l'écorce est grossièrement flambée à la lampe à souder ou au bec Mecker à gaz.

Ce flambage a pour rôle de brûler les poussières se trouvant sur le tronc et surtout de détruire les nombreux insectes se cachant dans les anfractuosités de l'écorce.

Par insertion d'une forte lame, l'écorce est alors détachée du bois. Avec un scalpel flambé des fragments de palmette et de cambium atteints sont découpés aux dimensions de 1 mm^3 environ au niveau du front de progression du parasite.

Par fournées de 10 à 12, ces fragments sont portés un à un à l'aide d'un fil flambé à la surface d'un milieu nutritif gélosé. Nous utilisons de préférence le milieu dit de Dodge à base de farine de maïs hydrolysée.

Les opérations d'isolement étant effectuées dans ces conditions la moitié environ des tubes ensemencés donne des cultures pures de *Clitocybe*.

Lorsqu'il est possible de sectionner le tronc choisi en morceaux de 1 m environ, il est préférable d'opérer dans un laboratoire ou dans un camion laboratoire, sous rayons ultra-violets, plutôt que d'effectuer ces opérations en plein vent. Il n'est pas rare alors de voir plus de 75 % des tubes donner des cultures pures.

b) Cultures.

Le *Clitocybe elegans* se développe assez lentement *in vitro* et demande un mois environ pour envahir les trois-quarts du tube de culture. On observe au début un développement mycélien au sein de la gélose. Puis, il se forme des rhizomorphes ronds ou plats, envahissant progressivement toute la gélose. Vers la surface, ces organes sont brun foncé à noir, mais dans la profondeur du milieu de culture, ils présentent une couleur blanc crème tout à fait comparable à celle des xylostromes observés dans la nature.

Dans le cas de cultures effectuées sur une masse assez importante de milieu de culture, dans des fioles d'Erlenmeyer par exemple, les rhizomorphes émergent très fréquemment de la gélose, se dressant plus ou moins verticalement, la longueur des organes ainsi émergés atteint fréquemment 1 à 2 cm. Ceux-ci dressés, brun foncé, présentent une extrémité pointue et portent des touffes constituées d'hyphes présentant deux caractères remarquables :

a) Ces hyphes, de 4-5 μ de diamètre, sont fortement sinueuses et de teinte bistre clair.

b) Elles comportent sur toute leur longueur de très nombreuses

Source : MNHN, Paris

ornementations constituées de sphérules de diamètre très variable (de moins de 1 à 6 μ) ou de très fines pointes perpendiculaires à l'hyphe.

Ainsi qu'il est bien connu, les rhizomorphes présentent en coupe deux régions :

a) Le pseudo-plectenchyme formé de cellules bistre foncé noyées dans une masse gélatineuse, de 5 à 10 μ de diamètre et de 25 à 40 μ de longueur, orientées parallèlement les unes aux autres.

b) La trame centrale constituée de fins filaments flexueux très lâches, variculeux de 2 à 5 μ de diamètre.

Le Champignon forme des fructifications *in vitro* sur un milieu constitué de morceaux d'*A. Lebbek* comprenant bois et écorce disposés dans des fioles d'Erlenmeyer.

Il convient que la température descende jusqu'à + 15, + 18°, pour que les carpophores se forment.

In vitro sur cultures âgées, on observe de rares chlamydospores globuleuses, subsphériques, caténulées, finement échinulées, réfringentes, bistre clair. Diamètre moyen : 3,2 μ. Epaisseur moyenne des parois : 0,4 μ.

Ces chlamydospores n'ont jamais été signalées. Nous avons tout d'abord soupçonné leur présence lors de repiquages à la suite desquels, de nombreux débuts de développement étaient observés à la surface de la gélose souvent assez loin du point où était déposé l'inoculum. L'examen microscopique des cultures ayant fourni ces inoculums ont permis de révéler la présence des chlamydospores.

4) *Position systématique.*

La systématique des Champignons supérieurs étant avant tout fondée sur les caractères des formes parfaites, c'est l'étude de la fructification qui nous conduit à confirmer la détermination de l'espèce étudiée, que R. Heim a d'autre part précisée.

On sait que l'*Armillaria mellea* (= *Armillariella mellea* Karst. = *Clitocybe mellea* Heim), que l'*Armillaria fuscipes* Petch, et le *Clitocybe tabescens* (Fr.) Bres. sont trois espèces affines dont nous mentionnons les caractères distinctifs au tableau n° 1.

L'examen de ce tableau nous montre immédiatement que l'espèce étudiée ici est proche de l'espèce *C. tabescens*.

Elle se distingue en particulier de l'*A. mellea* par la forme générale du carpophore et la présence d'un anneau très incomplet. Le profil du stipe la distingue facilement de l'*A. fuscipes*.

Les rhizomorphes très fréquents dans le cas de pourridiés provoqués par *A. mellea* sont par contre tout à fait exceptionnels chez ceux provoqués par *C. tabescens*, mais Heim (cf. Champ. d'Europe II, p. 277) indique que le *C. tabescens* a des cordonnets luminescents.

Rhoads (63), se fondant sur l'étude de cultures pures, distingue *C.*

Source : MNHN, Paris

TABLEAU N° 1

Caractères du carpophore

A. mellea	*A. fuscipes*	*C. tabescens* f^a (= *elegans*)
Dimensions générales plus grandes que chez les deux autres espèces.	Dimensions plus petites que chez *A. mellea*	
Chapeau convexe		Chapeau plat ou légèrement concave à maturité.
Absence de mamelon		Présence de mamelon.
Présence d'un anneau nettement individualisé		Absence d'un anneau nettement individualisé
Pied en fuseau plus gros à mi - hauteur qu'aux extrémités.	Diamètre du pied décroissant régulièrement de la base au sommet.	Diamètre du pied décroissant régulièrement de la base au sommet.
Lames sinuées ou décurrentes		Lames décurrentes.
Pied puissant (Diamètre du pied supérieur au 1/10 du diamètre du chapeau)		Pied grêle (Diamètre du pied inférieur au 1/10 du diamètre du chapeau).

tabescens de *A. mellea* par certains caractères que nous pouvons rassembler dans le tableau n° 2.

L'espèce étudiée présente des rhizomorphes incontestablement du type *A. mellea*, et elle est fortement luminescente en culture rigoureusement pure.

Cette contradiction entre la détermination de l'espèce étudiée, d'après les caractères du carpophore ou les caractères culturaux,

TABLEAU N° 2

Caractères culturaux

A. mellea	*C. tabescens* f^a (= *elegans*)
Les rhizomorphes émergent de la gélose de 6 à 12 mm. Ils présentent une extrémité brun rouge foncé à noir et fortement pointue	Les rhizomorphes n'émergent de la gélose que de 1,5 à 2,5 mm. Ils présentent une extrémité claire et émoussée
Luminescent	Non luminescent d'après les auteurs. Luminescents d'après R. Heim et M. Jacques-Félix
Ne fructifie pas *in vitro*	Fructifie *in vitro*

Source : MNHN, Paris

trouve un écho dans les travaux de R. Heim et M. Jacques-Félix (42, 43). Ces travaux portant sur l'étude des caractères culturaux de l'*A. mellea* et du *C. tabescens* ont révélé entre ceux-ci « plus de ressemblance que de dissemblance » qui, en tout cas, n'autorise pas, ainsi que l'a prétendu Rhoads, à séparer spécifiquement et rigoureusement les formes *mellea* de celles de *tabescens* dont l'ensemble des unes et des autres équivaut à un stirpe, ni surtout à entériner la distinction de ces formes entre deux genres différents « *Armillaria* et *Clitocybe* ». Aussi, afin de ne pas préjuger de l'affinité de ces espèces entre elles et de conserver aux caractères du carpophore la prééminence dans la détermination, dirons-nous que l'espèce, objet de la présente étude, présente une forme parfaite du type *Clitocybe tabescens*, mais ne peut être — comme l'a montré R. Heim — identifiée à cette espèce, ni au *mellea* d'ailleurs.

5) ***Pouvoir pathogène.***

Afin d'établir sans contestations possibles que l'ensemble des symptômes observés était bien le fait du Champignon mis en cause, nous avons suivi le protocole d'expérience fixé par Koch :

1) Toutes les fois que nous avons noté les sympômes décrits, nous sommes parvenus sans difficulté à obtenir le *Clitocybe* en culture pure, par des isolements pratiqués au niveau du front de progression cambiale de la maladie. C'est ainsi entre autres que furent isolées les 15 souches mentionnées ci-dessous.

2) En nous inspirant des travaux de Bliss (8) sur des contaminations artificielles par l'*A. mellea* et de Plakidas (55) sur des contaminations par le *C. tabescens*, nous avons réalisé sans peine, dans la nature, des contaminations positives sur des *A. Lebbek* en parfait état général et ne semblant souffrir d'aucune façon.

Ces contaminations furent effectuées de la façon suivante :

1er stades : Préparation de l'inoculum.

Ainsi que l'ont mis en évidence Bliss et Plakidas et d'autres auteurs, il est indispensable pour obtenir des résultats positifs d'opérer la contamination avec un inoculum ligneux de masse suffisante, qu'il soit naturel ou préparé *in vitro*.

Des morceaux hémicylindriques de racines d'*A. Lebbek* d'environ 5 cm de diamètre et de 10 cm de long prélevés sur des individus sains et normaux sont disposés dans des bocaux convenables à large ouverture à raison de deux par bocal. 10 cm³ de bouillie de maïs non gélosée sont versés sur ces morceaux afin d'apporter l'humidité nécessaire et de favoriser l'envahissement de ces fragments par le Champignon. Ces bocaux sont alors bouchés par un gros tampon de coton traversé verticalement en son centre par un tube de 20 mm de diamètre ouvert

Source : MNHN, Paris

aux deux extrémités. L'extrémité supérieure de ce tube est elle-même bouchée par un coton. Ces bocaux ainsi préparés sont stérilisés à 120° pendant 30 minutes et laissés ensuite 15 jours à la température du laboratoire afin de s'assurer de leur stérilité. On procède alors à leur ensemencement en disposant par le tube de 20 mm un fragment de culture pure du *Clitocybe* sur la bouillie de maïs. Deux ou trois semaines après cette opération, le Champignon a complètement envahi la bouillie de maïs ainsi que le cambium des fragments de racines. Dans ce tissu, des palmettes mycéliennes tout à fait semblables à celles observées dans la nature se sont formées.

2e *stade :* Mise en place de l'innoculum.

Sur des *A. Lebbek* normaux parfaitement sains et se trouvant dans une plantation non atteinte de pourridié, on dégage deux racines par individu à une distance d'environ 50 cm à un mètre du tronc.

Après avoir désinfecté la surface de ces racines par un tampon de coton imprégné d'alcool, on creuse sur chacune d'elle une cavité à l'aide d'un ciseau à bois stérile. Cette cavité est de dimensions telles que l'innoculum prévu devra y entrer à force.

On procède alors à la mise en place de l'innoculum dans des conditions aussi aseptiques que possibles.

3) Des réisolements effectués à partir de ces arbres ainsi contaminés, à plus d'un mètre de distance du point d'inoculation, au niveau du front de progression cambiale de la maladie nous donnèrent d'emblée en culture pure un Champignon en tout point identique à celui ayant servi à la contamination.

D. — Espèces sensibles

Le *C. tabescens* est signalé dans de très nombreux pays sur une foule de plantes pour la plupart ligneuses (Wallace) (70), dont la liste ci-jointe (tableau n° 3), bien qu'incomplète, donnera une idée.

A Madagascar, Barat (3 et 4), complètant les indications de R. Heim et G. Bouriquet, le signale sur : *Coffea, Albizzia Lebbek, A. stipulata, A. moluccana, Tephrosia candida, Leucaena glauca, Inga dulcis, Citrus, Musa, Ceiba, Aleurites fordii, Eugenia aromatica.*

Pour notre part, nous l'avons rencontré à Madagascar sur : *Jatropha curcas, Aleurites montana, Manihot utilissima, M. glaziowii, Piper nigrum, Adenanthera pavonina, Albizzia fastigiata, Erythrina fusca, Artocarpus integrifolia, Cananga odorata, Colvillea racemosa, Cassia floribonda, Flemingia, Terminalia perieri, Cassia alata, Sesbania* sp., *Cassia siamea, Bohinia* sp., *Croton* sp., *Agathis robusta, Cinchona succirubra, Cindrona ledgeriana, Cupressus* sp., *Trema guineensis, Persea*

Source : MNHN, Paris

gratissima, Harungana madagascariensis, Chrysophyllum boivinianum. Par contre, nous avons tout lieu de penser que : *Mangifera indica, Lantana camara* et *Cocos nucifera* sont résistants à ce parasite pour avoir fréquemment observé des individus de ces espèces rigoureusement sains dans des taches de pourridié.

TABLEAU N° 3

Hôtes connus de l'Armillariella mellea

Abies	*amabilis*	Canada
»	*basalmea*	Canada
»	*pectinata*	Suède, Pologne, Italie, Norvège, Allemagne.
»	*lasiocarpa*	U.S.A.
»	*alba*	Carpathes
»	*grandis*	Suisse, Italie
Acacia	*melanoxylon*	Kenya, Tanganyika
»	*molissima*	Nyassaland
Acer	*saccharum*	Canada
Araucaria	*cunnighamii*	Kenya
»	*angustifolia*	Nyassaland
Albizzia	*moluccana*	Congo Belge
Aleurites	*montana*	Nyassaland
Baikeia	*alba*	Congo Belge
Betula	*sp.*	Canada
»	*lutea*	Canada
Carica	*papaya*	Tanganyika
Castanea	*vulgaris*	Suisse
Coffea	*sp.*	A.O.F., A.E.F., Tanganyika
Cupressus	*sp.*	Kenya, Californie
»	*macrocarpe*	Kenya
Cinchona	*ledgeriana*	Congo Belge
»	*pubescens*	Pérou
Citrus	*sp.*	Californie, Australie
Conifères		Himalaya
Chamaecyparis ...	*lowsoniana*	Nouvelle-Zélande
Casuarina	*sp.*	Tanganyika, U.S.A.
»	*equisetifolia*	Ile Maurice
Cinnamomum	*camphora*	Tanganyika
Callitris	*sp.*	Nyassaland
Daphne	*mezereum*	Angleterre
Elaeis	*guineensis*	Congo Belge
Eucalyptus	*sp.*	Tanganyika
Fagus	*sylvatica*	Angleterre

Source : MNHN, Paris

Grevillea	*sp.*	Tanganyika
Hevea	*brasiliensis*	A.E.F., Congo Belge
Hymenocardia	*acida*	Congo Belge
Juglans	*hindsii*	U.S.A.
»	*nigra*	U.S.A.
»	*regia*	U.S.A.
Larix	*leptolepsis*	Belgique
Musa	*sp.*	Est Africain
Ocotea	*usambarensis*	Tanganyika
Olea	*oracea*	Italie
Populus	*tremuloides*	U.S.A.
Pinus	*sylvestris*	Italie
»	*contorta*	U.S.A.
»	*sp.*	Kenya
»	*insignis*	Kenya
»	*monticola*	U.S.A.
»	*ponderosa*	U.S.A.
»	*patula*	Tanganyika
»	*radiata*	Est Africain, Nouvelle-Zélande, Kenya
»	*longifolia*	Afrique du Sud
»	*caribaea*	Afrique du Sud
Picea	*angelmanni*	U.S.A.
Pirus	*malus*	Congo Belge, Hollande, Kenya, Suisse
»	*communis*	Hollande
Pelargonium	*graveolens*	Congo Belge
Platanus	*acerifolia*	France
Populus	*sp.*	Canada, Italie
Piptadenia	*buchanani*	Tanganyika
Prunus	*mahaleb*	U.S.A.
»	*avium*	U.S.A.
»	*cerasus*	U.S.A.
»	*domestica*	France, Kenya
»	*armaniaca*	U.S.A.
Pseudotsuga	*tanifolia*	Canada
Quercus	*sessiliflora*	Tchécoslovaquie
»	*cerris*	Tchécoslovaquie
Ribes	*sp.*	Angleterre
Thea	*sinensis*	Ile Maurice, Mozambique
Theobroma	*cacao*	Cameroun, Nouvelle-Guinée
Tsuga	*heterophylla*	Canada
»	*sp.*	Angleterre
Vitis	*vinifera*	Espagne, Californie, Belgique
Winddringtonia ..	*inhytor*	Kenya

Source : MNHN, Paris

Hôtes connus du Clitocybe tabescens (1)		
Aleurites	*fordii*	Inde
Casuarina	*cunninghammiana*	Floride
«	*lepidophloia*	Floride
«	*striata*	Floride
Citrus	*sp.*	Floride
Prunus	*persica*	U.S.A.
Litchi	*chinensis*	Floride

Le *Lantana camara* envahit d'ailleurs très souvent les zones déboisées par le pourridié, ajoutant ainsi son action néfaste à celle de ce dernier. A Madagascar, son hôte d'élection est sans aucun doute l'arbre d'ombrage « bois noir » (*Albizzia Lebbek*) et l'*A. stipulata*.

Ces espèces sont fréquemment à l'origine de nouvelles taches de pourridié. Les xylostromes du *C. elegans* progressent entre bois et écorce de l'*A. Lebbek* à la vitesse de 5 à 10 cm par semaine. C'est là un chiffre considérable. Les systèmes radiculaires de ces espèces en raison de leur grand développement et de leur sensibilité participent beaucoup plus à l'extension des taches de pourridié que les racines des Caféiers qui ne se trouvent que secondairement atteints. *On peut dire que, dans ces conditions, le pourridié est d'abord une maladie de l'ombrage.* Des contaminations artificielles sur cette espèce sont effectuées sans aucune difficulté, ainsi que nous l'avons vu plus haut. Or, cette espèce constitue, à Madagascar, l'ombrage le plus répandu du Caféier.

A Madagascar, le *Clitocybe* est également fréquent sur *Manihot utilissima*, objet de cultures importantes, principalement dans la région d'Ambatondrazaka (Lac Alaotra, 800 m d'altitude).

E. — Extension d'une tache

Les milliers d'arrachages auxquels nous nous sommes livrés ont mis en évidence la présence très fréquente de greffes entre racines de même espèce principalement entre racines des arbres d'ombrage. Aussi lorsque, comme dans le cas de l'*A. Lebbek*, l'extension des racines est jointe à une grande sensibilité, on assiste à des vitesses de propagation record. Ce fait explique également que très souvent le front de contamination sur arbres d'ombrage soit très en avant du front de contamination sur Caféier.

(1) Bien entendu, la détermination précise des hôtes selon les auteurs mériterait d'être vérifiée dans les régions chaudes à la lumière des précisions apportées par R. Heim.

Source : MNHN, Paris

On voit également l'intérêt qu'il y aurait à avoir un ombrage non homogène au point de vue spécifique de façon à éviter ces greffes entre racines.

Il y aurait également un intérêt évident, du point de vue de la lutte contre cette maladie, à cultiver le Caféier sans ombrage, le Caféier étant beaucoup moins sensible que les arbres d'ombrage au pourridié. Mais, souvent, cette solution n'est pas possible à Madagascar pour de nombreuses raisons (pédologiques, agronomiques, climatiques).

Nous n'avons jamais observé de cas de contamination par des rhizomorphes libres dans le sol.

Ces formations sont d'ailleurs la plupart du temps étroitement appliquées sur la surface des racines. Nous n'avons jamais noté de rhizomorphes éloignés de plus de 50 cm de la racine originale.

Nous avons toujours constaté que le passage du parasite d'un arbre à l'autre se faisait sur un point de contact simple ou de greffe entre deux racines. Ces observations confirment pleinement celles effectuées par Wallace (70).

Le *C. elegans* est un parasite des parties souterraines de nombreuses espèces. Il envahit normalement les racines, le collet, la base du tronc et assez souvent le tronc jusqu'à plusieurs mètres de hauteur.

Par contre, il n'est pas un champion du sol. En dehors de sa vie parasite, il présente une vie saprophyte importante et durable dans les souches des arbres qu'il a tués, où il peut rester vivant pendant plusieurs années (6 à 7 ans). Mais nous n'avons jamais remarqué qu'il puisse vivre ou se propager dans le sol en dehors de ces débris végétaux.

Les rhizomorphes en particulier ne semblent pas pouvoir s'éloigner de plus de quelques centimètres des organes envahis par le Champignon.

C'est ce qui expliquerait son indifférence totale à de nombreux facteurs dont certains ont fait de notre part l'objet d'études plus particulières.

1. — *Vigueur de l'hôte.*

Nos observations ont abouti à la conclusion que la vigueur de l'hôte et son état physiologique n'ont aucune influence sur l'extension de pourridié, et ce, aussi bien dans le cas de contamination d'un nouvel hôte que dans le cas de l'envahissement d'un hôte déjà contaminé.

De par son mode de propagation, le pourridié est une maladie surtout fréquente dans les plantations établies sur terres d'alluvions. Or celles-ci sont, à Madagascar, parmi les meilleures pour les Caféiers; ce dernier s'y trouve dans un état physiologique très voisin de l'état

Source : MNHN, Paris

idéal. Cet état n'empêche nullement les taches de pourridié de s'étendre à la vitesse moyenne de 1 rang de Caféiers par an, ce qui pour une tache de 100 mètres de diamètre (dimension très courante) correspond à la mort de 100 Caféiers en une année. Ces observations confirment celles effectuées par Hendrickson sur prunier en Californie (44); cet auteur avait également remarqué que la vigueur de l'hôte ne semblait avoir aucune influence sur la propagation de la maladie.

2. — ***Sol — Propriétés physiques.***

L'influence des propriétés physiques du sol et en particulier de sa compacité, de la densité, de son taux d'argile, de son humidité sur les pourridiés à *A. mellea* et à *C. tabescens* est une question controversée.

Certains auteurs, tels que Dade (20), prétendent que la lourdeur du sol, son humidité, favorisent les pourridiés, alors que d'autres affirment au contraire que les maladies sont surtout virulentes dans le sol sableux aéré (Pichel) (54).

Les nombreuses observations que nous avons effectuées, aux résultats souvent contradictoires, ne permettent pas d'établir une conclusion incontestable. Mais elles laissent à penser que les sols aérés et sableux pourraient bien en effet être dans une certaine mesure plus favorables au *C. tabescens* et à notre espèce malgache, *C. elegans*.

Il ne semble pas que, dans ces sols, le parasite soit plus virulent et présente sur l'hôte une vitesse de propagation plus grande. Il semble simplement que le Champignon puisse plus facilement passer d'un hôte à un autre.

Les arrachages montrent d'une façon certaine que, dans ces sols, les racines des Caféiers et surtout des arbres d'ombrage sont plus longues et plus nombreuses.

Ce plus grand développement des systèmes radiculaires favorise sans aucun doute la propagation du parasite. On sait en effet qu'en raison de l'absence presque complète de rhizomorphes libres dans le sol, le Champignon ne peut passer d'un arbre à un autre que par un contact direct entre les racines de ces deux arbres.

Ce simple fait peut très simplement expliquer les très faibles différences observées dans la propagation du parasite sur ces deux types de sol.

3. — ***Sol, pH.***

Ainsi que nous le verrons plus loin, le *Clitocybe elegans* présente in vitro un maximum de développement sur milieu pH 6.

Source : MNHN, Paris

Nous avons effectué dans la nature de nombreuses mesures de pH du sol à différentes profondeurs, à la périphérie des taches de pourridié de différentes virulences, afin d'essayer de mettre en évidence une corrélation entre cette virulence et le pH du sol.

Ces mesures ont montré :

1) que le pH peut varier de 4 à 7,5 sans que le Caféier ne montre de variations correspondantes dans son état physiologique. Nous connaissons des plantations établies sur des sols de pH 4,5 dont les Caféiers présentent un développement et une production satisfaisants.

2) qu'on ne peut mettre en évidence aucune relation entre la virulence du pourridié et le pH du sol. Nous avons mis en place un essai consistant à faire varier le pH du sol d'une tache de pourridié par des apports de chaux. Nous avons choisi une telle tache sensiblement circulaire, d'environ 250 mètres de diamètre, dont le sol présentait une homogénéité satisfaisante. Cette tache fut divisée en 8 secteur par 8 diamètres.

Quatre secteurs (1 sur 2) ne reçurent aucun traitement et constituèrent les témoins; les quatre autres secteurs reçurent un apport de chaux agricole à raison de 1 kg par Caféier, soit une tonne à l'hectare, régulièrement réparti sur la surface du sol.

Des mesures effectuées un mois après le traitement montrèrent que le pH du sol avait augmenté sensiblement d'une unité dans les parcelles traitées (6,4 au lieu de 5,4). Cette différence allant en diminuant avec le temps, un second traitement fut effectué un an après le premier.

Le nombre de Caféiers atteints annuellement par le pourridié au collet et à la naissance des racines latérales fut relevé pour les deux années suivant le traitement. Ces chiffres ne révèlent aucune différence significative entre les secteurs traités et les témoins.

4. — *Sol — Propriétés chimiques.*

A notre demande, une prospection pédologique a été effectuée par M. Roche, pédologue de la Recherche Agronomique de Madagascar (O.R.S.T.O.M.), afin de mettre en évidence une liaison éventuelle entre les variations de virulence, observées dans la nature, d'une tache de pourridié à une autre et les variations dans la composition du sol.

Malgré le soin apporté, il n'a pas été possible d'établir une liaison incontestable entre ces deux sortes de variation.

5. — *Engrais.*

Cette dernière constatation est entièrement confirmée par l'inefficacité totale des engrais sur la maladie.

Source : MNHN, Paris

Afin de mettre en évidence l'action éventuelle de différents engrais sur la virulence et la rapidité de progression du pourridié, nous avons mis en place un essai systématique.

Cet essai fut effectué sur une tache de pourridié sensiblement circulaire d'une dizaine d'hectares de superficie se trouvant en terre d'alluvion très homogène sur toute son étendue. Cette tache de pourridié avait été plantée en Caféiers Kouilou 25 ans auparavant; ces Caféiers présentaient une homogénéité satisfaisante à l'échelle de l'essai.

De longues bandes rectilignes (au nombre de 12) comprenant chacune 5 rangs de Caféiers furent repérées aussi bien sur la partie centrale que sur la partie périphérique de la tache proprement dite. De plus, ces bandes s'enfonçaient sur une certaine distance (50 m) dans la zone de plantation saine ceinturant la zone malade.

Les quatre traitements consistèrent en des applications d'engrais à base d'azote, de potassium, et de phosphate, le quatrième traitement (aucune application) constituait le témoin.

Les observations s'appliquèrent dans le relevé pour chaque bande, tous les six mois, du nombre de Caféiers nouvellement morts et du nombre de Caféiers nouvellement malades au collet.

Aucune liaison, ni aucune tendance ne put être mise en évidence entre l'extension du pourridié et les traitements effectués.

6. — ***Oligo-éléments.***

Des essais ont été mis en place afin de mettre en évidence l'action éventuelle de certains oligo-éléments sur la virulence du pourridié. Ces essais ont consisté en l'épandage sur le sol d'une tache de pourridié de sels des éléments suivants : Zn, Bo, Mn, I, Fe.

Ces sels furent appliqués à raison de quelques grammes au mètre carré et selon un schéma permettant une interprétation statistique satisfaisante.

Comme pour les essais d'engrais avec N, P, K, ces essais n'ont pas mis en évidence de variation de l'extension du pourridié en fonction des traitements.

7. — ***Façons culturales : Sarclage.***

Des observations effectuées à Sumatra en 1939 (19) ont montré une certaine action favorisante de la pratique du sarclage (clean weeding) comparée à celle de la plante de couverture (selected weeding) à l'égard de pourridiés provoqués par des *Fomes*.

Il ne nous a pas été possible d'effectuer des essais systématiques en vue de mettre en évidence une action éventuelle du sarclage sur l'extension du pourridié à *C. tabescens*.

Source : MNHN, Paris

Nous devons donc nous contenter d'observations non chiffrées effectuées sur des plantations passant du stade du sarclage au stade plante de couverture. A la suite de ce changement de méthode, nous avons constaté dans la plupart des cas une diminution sensible mais non importante de la rapidité d'extension de la maladie.

8. — ***Façons culturales : Ombrage.***

L'étude de l'action de l'arbre d'ombrage sur l'extension du pourridié est complexe : nous ne mentionnerons ici que quelques aspects de cette question.

Il convient de distinguer :

a) L'action directe des arbres d'ombrage (tout au moins des espèces utilisées à Madagascar : *Albizzia stipulata* et *Albizzia Lebbek*) sur l'extension du pourridié qui est considérable; ces espèces sont tellement plus sensibles que le Caféier au pourridié que l'on peut affirmer sans exagération que ce dernier est d'abord une maladie de l'ombrage et secondairement des Caféiers. Il ne fait aucun doute que sans ombrage les plantations des Caféiers à Madagascar seraient pratiquement résistantes au pourridié dû au *Clitocybe elegans*.

b) L'action indirecte de l'ombrage sur la maladie par l'intermédiaire de l'état physiologique du Caféier et nous touchons là peut-être à la seule condition de milieu qui semble avoir une action incontestable sur la virulence du pourridié.

Nous avons en effet maintes fois observé que d'une façon constante les Caféiers qui, pour des raisons diverses, restaient ombragés, étaient pratiquement résistants au pourridié et cela bien qu'ils fussent à proximité immédiate d'individus atteints. Ces deux séries d'observations semblent à première vue en contradiction flagrante.

Elles deviennent en réalité parfaitement compatibles si l'on a soin de faire la distinction entre la sensibilité des individus Caféiers, pris isolément, et la sensibilité globale d'une plantation, d'une population, dans son ensemble.

L'ombrage favorise la résistance à la maladie *de l'individu Caféier* par son action favorable qu'il a sur son état général.

Ce même ombrage a, par contre, une action très néfaste sur la plantation, car, par sa très grande sensibilité, il constitue en quelque sorte un véhicule idéal pour l'agent de pourridié qui, sans cet intermédiaire, serait bien incapable de progresser aussi vite.

Remarquons que si l'action favorable de l'ombrage sur le Caféier est si nette, cela est sans doute dû à la nébulosité relativement faible observée à Madagascar comparée à celle qui sévit dans d'autres territoires tels que la Côte d'Ivoire où l'utilité de l'ombrage semble contestable.

Source : MNHN, Paris

Une méthode de lutte contre le pourridié découle tout naturellement de ces observations : utilisation d'un ombrage résistant sinon immune.

L'espèce la plus intéressante semble bien être en définitive le *Pithecolobium saman* (appelé à Madagascar *Inga dulcis*). Cette essence joint en effet une grande résistance physiologique et mécanique aux inondations à une très faible sensibilité au pourridié à *Clitocybe elegans*.

9. — *Produits chimiques de traitements.*

Des essais d'applications de différents produits chimiques n'ont pas mis en évidence (aussi que nous le verrons au chapitre lutte) la moindre action de ces derniers sur la progression du pourridié.

Ces produits (énumérés au tableau n° 4) furent appliqués de 3 façons différentes selon les produits :

a) Epandage sur le sol et dans le sol, dans des trous de 5 cm de diamètre et de 60, 80 et 100 cm de profondeur.

Tableau n° 4

Produits	Mode d'application
— Huiles thiophéniques (Sanoplex MV 5 et Sanoplex 58).	Pulvérisation et dans tronc.
— Arséniate de sodium à 50 % d'anhydride arsénieux.	Pulvérisation et dans tronc.
— id. — à 25 %.	Pulvérisation et dans tronc.
— id. — à 10 %.	Pulvérisation et dans tronc.
— Sulfate de cuivre en cristaux.	Dans tronc.
— id. — en solution saturée.	Pulvérisation et dans tronc.
— id. — Carbonate de cuivre en poudre.	Dans tronc.
— Gas oil pur.	Pulvérisation et dans tronc.
— Ether penta-éthylénique du dichloro-crésol (Sapractil A 5) en solution à 1 %.	Pulvérisation et dans tronc.
— id. — en solution à 10 %.	Pulvérisation et dans tronc.
— Chlorure de metoxyéthylmercure en solution à 1 %.	Pulvérisation et dans tronc.
— id. — en solution à 10 %.	Pulvérisation et dans tronc.
— id. — en poudre.	Epandage dans des trous dans le sol.
— Permanganate de potassium en solution à 10 %.	Pulvérisation.
— Tétraméthylthiutamdisulfure à 50 %.	Poudrage.
— Crésyl, solution à 10 %.	Pulvérisation.

Source : MNHN, Paris

b) Pulvérisation ou poudrage sur la base du tronc, le collet et la naissance des grosses racines après dégagement de ces organes.

c) Introduction dans le tronc à l'aide de trou de tarrière de 25 mm de diamètre, d'une profondeur égale à 1/2 diamètre du tronc de l'arbre considéré.

F. — Propagation

Neuf sur dix des taches de pourridié sont situées le long de grands fleuves. Elles ont la forme d'un demi cercle. L'inoculum initial était probablement un morceau de bois contaminé transporté par les inondations.

Il est d'ailleurs évident que, lors des inondations, les arbres atteints par le pourridié, et constituant de ce fait des masses d'inoculations particulièrement virulentes, sont les premiers à être emportés par les eaux du fait de la faible résistance mécanique de leurs racines. Nous avons d'ailleurs souvent observé de tels arbres parmi les débris flottés entraînés par les fleuves en période de hautes eaux. Il arrive que ces arbres soient déposés le long d'une plantation de Caféiers, au pied d'un arbre qui, ainsi, se trouve blessé. Lors des inondations, il arrive fréquemment que les Caféiers soient complètement recouverts par les eaux. Ceci confirme les observations de Lee et Hewitt (49).

Dans les cours supérieurs des vallées où les plantations de Caféiers sont en contact avec la forêt plus ou moins primitive, il semble bien que le pourridié soit « in situ », ce qui confirme l'origine sauvage de cette espèce suspectée avec raison par R. Heim.

Dans d'autres cas assez rares, aucune de ces deux explications n'est satisfaisante. Il faut alors se souvenir que les fructifications du *Clitocybe* en cause sont très fréquentes et abondantes en mai, juin, sur les bases du tronc d'*A. Lebbek*, *A. stipulata* et même de Caféiers, et qu'il se pourrait que quelques spores émises par ces fructifications contaminent un individu sain, provoquant ainsi la formation d'une nouvelle tache.

Cette idée semble confirmée par le fait que des isolements effectués à partir de plusieurs taches de pourridié donnent des souches présentant des différences entre elles.

G. — Origine et évolution du parasite

Il est donc probable comme le suppose R. Heim qu'avant l'établissement des plantations, le pourridié existait déjà dans la forêt où ses

Source : MNHN, Paris

dégâts demeuraient limités du fait du grand nombre d'espèces différentes. Toutes ces espèces n'étaient pas sensibles et leur variété même diminuait considérablement la fréquence de greffes de racines.

Après débroussage et plantation, les foyers « sauvages » de pourridié contaminent tout naturellement les espèces mises à leur disposition dont certaines se trouvent être très sensibles.

Lors des inondations, les arbres atteints ou morts de pourridié sont déposés en aval sur les terres alluvionnaires, terre d'élection du Caféiers à Madagascar, provoquant la formation de nouvelles taches à plusieurs dizaines ou centaines de kilomètres du lieu d'origine.

H. — Limites géographiques de l'extension du parasite à Madagascar

Le pourridié à *Clitocybe elegans* est observé sur la côte Est de Madagascar depuis le massif de la Montagne d'Ambre, à l'extrême nord de l'île, où l'espèce sauvage a été caractérisée pour la première fois par R. Heim, jusqu'à la vallée de la rivière Matitanana incluse. La limite Sud est donc à peu près sous le parallèle 22°30′ Sud entre les villes de Manakara et de Farafangana.

Depuis la mer, il s'étend vers l'intérieur jusqu'à une altitude de 800 m, ce qui lui permet, au niveau de la plaine du Lac Alaotra, de s'avancer assez loin vers l'ouest (d'une centaine de kilomètres).

On peut s'interroger sur les raisons de ces limites géographiques, principalement de la limite Sud. En effet, celle-ci est particulièrement nette et bien tranchée. Le pourridié fait de gros dégâts dans les caféières de la vallée de la Matitanana; il est complètement inconnu dans la vallée voisine de la Manampatrana, située seulement à quarante kilomètres plus au sud.

Nous nous sommes demandé si, les variations de températures entre la saison chaude et la saison fraiche allant en augmentant du nord au sud, le sol n'était pas susceptible d'atteindre en saison chaude des températures trop élevées.

Des relevées de températures du sol effectuées aux quatre profondeurs : 25 cm, 50 cm, 75 cm, 100 cm, pendant deux ans, dans différentes stations échelonnées le long de la côte Est nous ont montré qu'on était loin des températures limites du champignon ainsi qu'on pourra le constater sur la fig. 3.

Nous nous sommes alors tourné vers une autre explication, et nous avons constaté que la grande forêt qui s'étend du nord au sud, parallèlement à la côte Est et à quelques dizaines de kilomètres de celle-ci le long des contreforts des plateaux, s'arrêtait vers le Sud

Source : MNHN, Paris

en raison du caractère de plus en plus sec du climat dans cette direction.

Et il [redacted] trouve que la limite Sud de cette grande forêt se situe précisément entre les vallées de la Matitanana et de la Manampatrana.

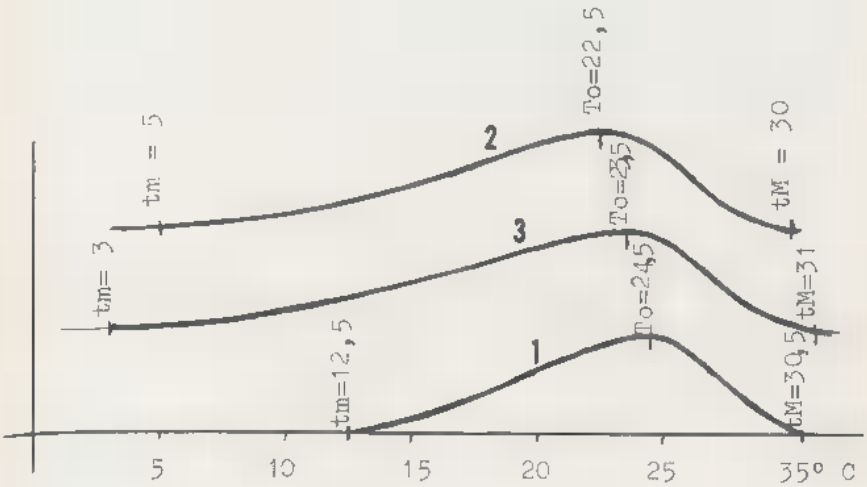


FIG. 2. — Développement des *Clitocybe elegans* (1), *Armillaria fuscipes* (2), *Armillaria mellea* (3) en fonction de la température.

Cette concordance entre la limite de la forêt et la limite de l'extension du pourridié confirme les idées déjà avancées au sujet de l'origine de la maladie dans les caféières.

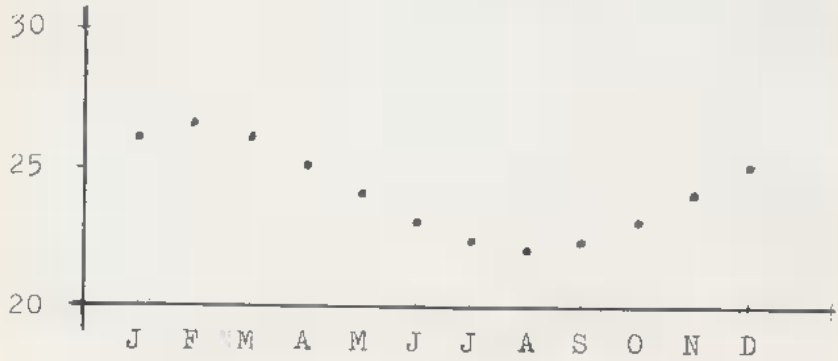


FIG. 3. — Température du sol à 1 m de profondeur.

Source : MNHN, Paris

I. — Lutte

Les seuls procédés de lutte dont nous disposons sont des procédés mécaniques et chirurgicaux :

1. arrachage en totalité des individus les plus atteints;
2. excision des parties malades chez les individus moins atteints.

En Insulinde et au Congo belge (54) les phytopathologistes ont mis au point des protocoles de lutte fondés sur l'emploi de ces deux procédés et donnant dans les plantations d'Hévéa normalement entretenues de bons résultats.

A Madagascar où le *Clitocybe elegans* est de beaucoup le parasite le plus grave du Caféier *robusta* sur la côte Est, un effort très important a été fait par l'Administration pour lutter contre cette maladie.

C'est ainsi que les crédits importants, consacrés à cette question ont permis non seulement de construire et d'équiper un laboratoire mais aussi d'entretenir sur le terrain jusqu'à cinq équipes de lutte, qui ont d'abord lutté en appliquant la méthode classique de l'arrachage total. Cette méthode, si elle est bien appliquée, est rigoureuse; elle permet la replantation presque immédiatement et n'a donné lieu jusqu'à présent qu'à de très rares cas de rechute. Elle est par contre très coûteuse en main-d'œuvre et en matériel (palans, chèvres, scies à moteur, camions) et ne se justifie qu'en plantation menée d'une façon intensive, ce qui est rare à Madagascar.

Etant responsable de cette lutte contre le pourridié, nous nous sommes bien vite rendu compte qu'il était nécessaire, si l'on désirait arriver au bout de cette question, de trouver une méthode de lutte moins coûteuse, plus simple, en un mot adaptée aux conditions très extensives de la culture du Caféier à Madagascar.

Nous nous sommes tout d'abord tournés vers la lutte chimique. L'obligeance et la compréhension de certains planteurs nous ayant permis de disposer d'une quinzaine d'hectares de plantations atteintes de pourridié, nous avons pu mettre en place des essais de lutte par voie chimique.

Ces essais ne nous ont apporté que des résultats négatifs, non que les produits testés soient inefficaces contre l'agent de pourridié (au contraire certains présentent une action remarquable), mais parce qu'il est pratiquement impossible de mettre en présence les produits utilisés et le Champignon abrité sous l'écorce des racines quelquefois à plusieurs mètres sous terre (cas des arbres d'ombrage). Nous estimons que les recherches sur la lutte par voie chimique ne pourraient être reprises avec quelques chances de succès qu'avec la découverte d'un anticryptogamique endothérasique très actif. Même nos efforts tendant à trouver un produit tuant à coup sûr le champignon quitte à tuer l'hôte ne nous ont apporté aucune solution.

Source : MNHN, Paris

Nous nous sommes alors tourné vers la recherche d'une méthode de lutte utilisant la voie physiologique.

Nous avons été amené à étudier certains points de la biologie du *Clitocybe* et certains phénomènes d'antagonisme à propos de cet organisme. C'est ainsi que nous avons obtenu des résultats qui nous ont finalement autorisé à modifier et à étendre à la lutte contre le pourridié déclaré une méthode qui n'était jusqu'à présent utilisée que pour faire échec à la transmission des pourridiés sauvages de la forêt aux cultures arbustives mises en place après le débroussage.

DEUXIÈME PARTIE

CARACTÈRES CULTURAUX ET POUVOIR PATHOGÈNE DE DIFFÉRENTES SOUCHES DU *CLITOCYBE ELEGANS*

Afin de connaître tout d'abord notre matériel d'étude, nous avons commencé par effectuer de nombreuses séries d'isolement à partir de différentes taches de pourridié.

C'est ainsi que 15 souches ont été rassemblées au laboratoire. En cultivant ces différentes souches sur le milieu standard à base de grains de maïs concassé gélosé, droit et profond :

Grains de maïs concassés	50 g
Eau	1 000 g
Gélose	15 g

avec une dizaine de répétitions pour chaque souche, on constate bientôt l'existence de différences dans les caractères culturaux.

Certaines souches donnent en grande abondance des rhizomorphes puissants, envahissant toute la gélose et formant un enchevêtrement dans la masse du milieu. D'autres souches au contraire ne présentent qu'un ou deux départs de rhizomorphes et encore ces derniers ne se développent-ils que sur quelques millimètres. De nombreuses autres souches se placent entre ces extrêmes.

Il a été mentionné plus haut que des variations très remarquables sont constatées dans la virulence des taches de pourridié, principalement dans leur vitesse d'extension. Or, la comparaison de ces deux séries d'observations met en évidence une corrélation entre l'aptitude d'une souche à développer des rhizomorphes et la vitesse d'extension de la tache de pourridié d'où elle provient.

Les souches provenant de différents points d'une même tache de pourridié présentent par contre des caractères culturaux identiques,

Source : MNHN, Paris

quelle que soit l'espèce hôte à partir de laquelle a été isolé le parasite. Nous insisterons sur ce point : il n'y a aucune différence dans les caractères culturaux des divers isolements effectuées à partir d'hôtes dissemblables d'une même tache de pourridié.

Il semble bien que ces différentes séries d'isolements proviennent en quelque sorte du même individu. Cela laisse à penser qu'un seul inoculum suffit à la formation d'une tache et que, dans certains cas tout au moins, une reproduction par spores n'est pas à exclure. En effet, il ne semble pas que si la formation des nouvelles taches se faisait toujours par voie végétative, nous observerions des variations des caractères culturaux du parasite ainsi prononcées.

Toutes ces souches sont fortement lumineuses dans la nature et en culture pure au Laboratoire.

Dans ce dernier cas, seules les parties du mycélium émergeant du milieu de culture sont lumineuses et principalement les hyphes aériennes agrégées parallèlement les unes aux autres et forment des fausses corémies non fructifères.

Parmi ces différentes souches, l'une présentait une grande vitesse de développement, provenant d'une tache de pourridié particulièrement virulente; elle a été utilisée pour réaliser les essais mentionnés ci-dessous. Précisons que la souche de *Clitocybe* en provenance du Congo belge et obtenue grâce à l'obligeance de la station de Yangambi offre, *in vitro*, une luminescence plus grande et des rhizomorphes plus grêles que les souches malgaches.

TROISIÈME PARTIE

NUTRITION DU *CLITOCYBE ELEGANS*

A. — Nutrition azotée et hydrocarbonée du *Clitocybe elegans*

Campbell, en 1931 (15), décrit avec quelque détail les effets de l'*A. mellea* sur le bois de bouleau. Il étudie des échantillons de bois dont 8 % du poids ont été détruits par l'action du Champignon et trouve qu'à ce stade la lignine n'est pas attaquée.

En 1932, il reprend ces observations d'une façon plus approfondie et, sur des échantillons de bois détruits à 25 %, constate que : 24 % de la cellulose, 15 % de la lignine, 23 % des pentosanes associées à la cellulose et 16 % à la lignine ont disparu.

Il en conclut que l'*A. mellea* est le Champignon représentatif du groupe des agents des pourritures blanches pour lesquelles la cellulose

Source : MNHN, Paris

et les pentosanes associées à celle-ci sont attaquées en premier lieu, alors que l'attaque de la lignine est tardive. Les autres Champignons étudiés parallèlement se rangent, soit dans le groupe des organismes attaquant en premier lieu la lignine, soit parmi ceux attaquant indifféremment la lignine ou la cellulose.

LAMPHERE (46), en 1934, met en évidence dans les rhizomorphes de l'*A. mellea* la présence de diverses diastases, dont l'amylase et l'invertase, ce qui laisse à penser que cet organisme utilise au moins l'amidon, le maltose, les fructose et glucose.

CAMPBELL (17), la même année, montre que l'*A. mellea* exige pour un développement satisfaisant, *in vitro*, un milieu contenant des hydrocarbones facilement assimilables.

LEACH, en 1937 (47), constate par des examens microscopiques de plantules de thé que l'*A. mellea* envahit principalement les tissus riches en amidon, et il en déduit que l'*A. mellea* demande un ravitaillement riche en hydrocarbones pour son développement dans les tissus de l'hôte.

FRISON (30), dans un travail de 1948 met en évidence la présence de quantités parfois très importantes d'amidon dans le bois et signale, de plus, la très grande irrégularité de la répartition de cet hydrocarbone.

GARRETT (33), en 1953, étudie une souche de l'*A. mellea* isolée du *Daphne mezereum* et constate que cette souche n'utilise pas les nitrates, mais par contre consomme le tartrate d'ammonium bien que d'une façon moindre que la peptone; il utilise pour la culture de l'*A. mellea* un milieu à base de glucose, phosphate de K, sulfate de Mg, chlorure ferrique, peptone.

Il nous a semblé intéressant de préciser à notre tour la nutrition du *Clitocybe elegans* de Madagascar, si voisin de l'*A. mellea*.

Afin de placer le Champignon dans de bonnes conditions culturales, nous avons d'abord étudié sa croissance en fonction du pH du milieu de culture. En effet, RHOADS (59) signale que l'*A. mellea* se développe du pH 3,9 à 6,3 et le *Clitocybe tabescens* de 3,9 à 8,7. REITSMA (57) indique que l'optimum de croissance de l'*A. mellea* se situe aux environs de pH 5.

Le milieu utilisé pour cet essai est le milieu standard à base de farine de maïs, mentionné plus haut, mais ici non gélosé. Après autoclavage, des quantités connues des solutions de soude ou d'acide citrique, stérilisées par filtration sur bougie, sont ajoutées aseptiquement par « pipettage » sous rayons ultra-violets de façon à obtenir les différentes valeurs de pH désirées. Les quantités à ajouter ont été déterminées par mesure au pH- mètre électrique sur des tubes de milieu identique. Cette expérience fut menée avec 15 répétitions.

Source : MNHN, Paris

La fig. 4 représente la courbe de croissance en fonction du pH du milieu de culture. On constate que le champignon commence à se développer à un pH 2,5 et qu'au pH 8 il présente un développement encore important. Le pH optimal se situe aux environs de pH 6.

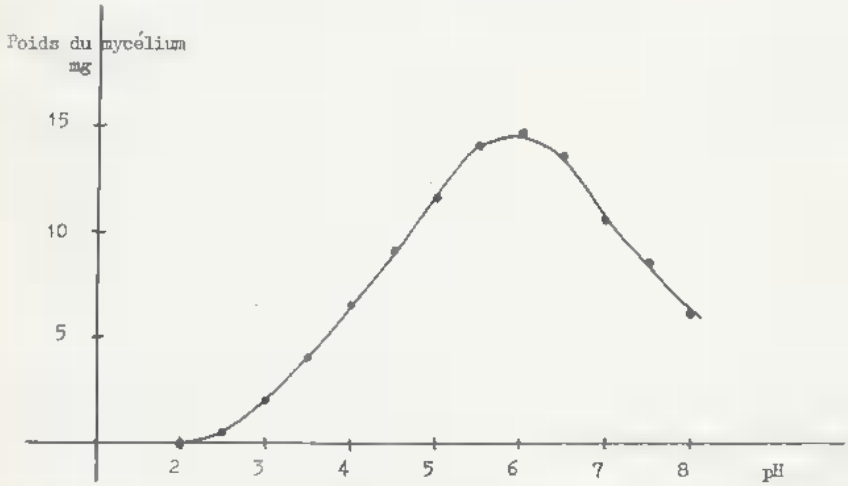


Fig. 4. — Développement de *C. elegans* en fonction du pH du milieu de culture.

Nutrition azotée.

Nous avons préparé les cinq milieux suivants : Knop, 1; Knop sans nitrate, 2; Peptone 2 % dans l'eau, 3; Knop + Peptone 2 %, 4; Eau (témoin), 5.

A tous ces milieux furent ajoutés 2 % de glucose. Ceux-ci furent ajustés à pH 6, répartis dans des fioles d'Erlenmeyer de 250 cc, stérilisés à 120° pendant 20 minutes. Ils furent ensuite ensemencés par la même souche de *Clitocybe*. Il convient, pour obtenir des développements qui puissent être comparés, que l'inoculum initial reste à la surface du milieu ou, s'il coule au fond, ne s'y trouve pas à une trop grande profondeur. C'est pour cela que nous préférons ne répartir qu'une faible quantité de milieu par fiole.

Soixante jours après l'ensemencement, le Champignon présente une croissance suffisante pour permettre sa mesure dans des conditions valables. Par filtration sur une toile métallique très fine, le développement fongique est séparé du milieu de culture; il est lavé et disposé dans des boîtes de verre numérotées et mis à sécher dans une étuve à 50°. On est assuré que la dessiccation est complète lorsque la perte de poids en fonction du temps devient nulle. A ce stade,

Source : MNHN, Paris

TABLEAU N° 5

Etude du développement de *C. elegans* pour différents milieux de culture

Poids du mycélium en mg (15 répétitions par milieu)

	KNOP	KNOP-NITRATES	KNOP + 2 % DE PEPTONE	2 % DE PEPTONE	TÉMOIN (eau)	2 % DE GLUCOSE SONT AJOUTÉS A CHAQUE MILIEU
	6	11	15	10	4	
	12	5	16	12	5	
	5	5	13	9	5	
	3	6	15	15	5	
	7	10	20	14	10	
	10	4	16	15	[illegible]	
	8	4	12	10	4	
	5	7	14	13	8	
	9	7	15	10	7	
	4	7	16	10	2	
	9	11	14	12	7	
	5	5	18	12	9	
	9	6	14	15	2	
	7	8	10	12	1	
	10	10	14	11	5	
Moyennes	7,26	7,06	14,8	12	5,46	

	SOMMES DES CARRÉS DES ÉCARTS	DEGRÉS INDÉPENDANTS	VARIANCES	F. CALCULÉ	F. TABLE	
					0,05 %	0,01 %
Total	1 640					
Traitement	921	4	230	23	2,5	3,6
Erreur	719	70	10			

Plus petite différence significative : 6

on pèse les boîtes de verre et, comme le poids de chacune d'elle est connu, on obtient par différence celui du mycélium sec. L'expérience fut conduite avec 15 répétitions.

Le tableau n° 5 livre les poids moyens de mycélium lavé et sec, obtenus sur ces différents milieux.

L'interprétation statistique de ces résultats (fig. 5) montre que les milieux se divisent en deux groupes significatifs; d'une part, le groupe eau, Knop moins nitrate, Knop, et d'autre part, peptone, peptone +

Source : MNHN, Paris

Knop. Les éléments de chaque groupe ne sont pas significativement distincts les uns des autres à l'intérieur de chaque groupe.

On peut en déduire :

1) que le *C. elegans* ne consomme pas les nitrates. (Le petit développement observé dans le premier groupe étant dû aux éléments apportés par l'inoculum).

2) que ce *Clitocybe* utilise la peptone.

Incidemment, on en déduit également que la peptone utilisée contient suffisamment d'éléments minéraux pour un développement normal du champignon.

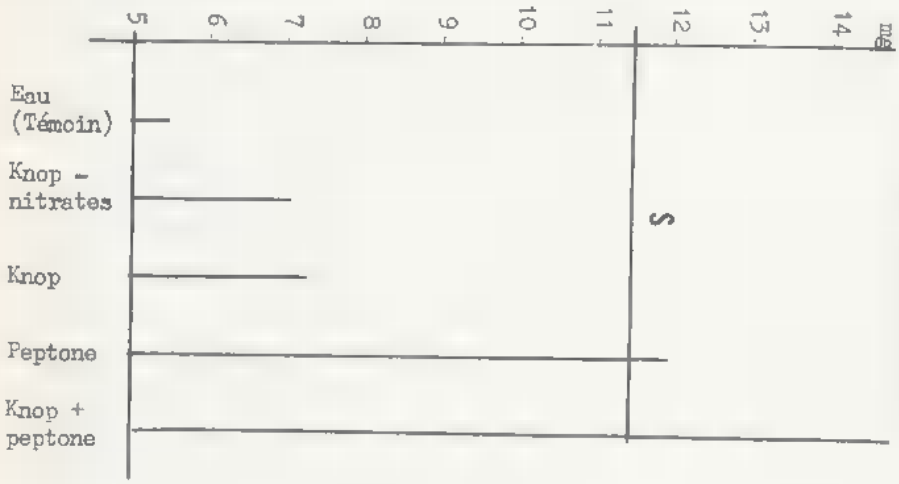


Fig. 5. — Développement du *C. elegans* sur différents milieux. S, seuil de signification par rapport au témoin.

Nutrition hydrocarbonée.

Utilisant les résultats de l'expérience précédente, nous avons préparé le milieu suivant : Knop + 2 % Peptone + 2 % d'un glucide ou d'un alcool. L'ensemble de Knop + 2 % de peptone est réparti dans des fioles d'Erlenmeyer et stérilisé 20 minutes à 120°. Les glucides ou les alcools sont ajoutés à chaque fiole par « pipettage » sous rayons ultra-violets de solutions stérilisées par filtration sur bougie.

Les fioles sont ensuite ensemencées par la même souche de *Clitocybe*. Comme pour l'expérience portant sur l'action du pH sur le développement du champignon, après soixante jours de culture le mycélium est lavé, séché et pesé.

La fig. 6 et le tableau 6 donnent les résultats de cette expérience conduite avec 10 répétitions.

Source : MNHN, Paris

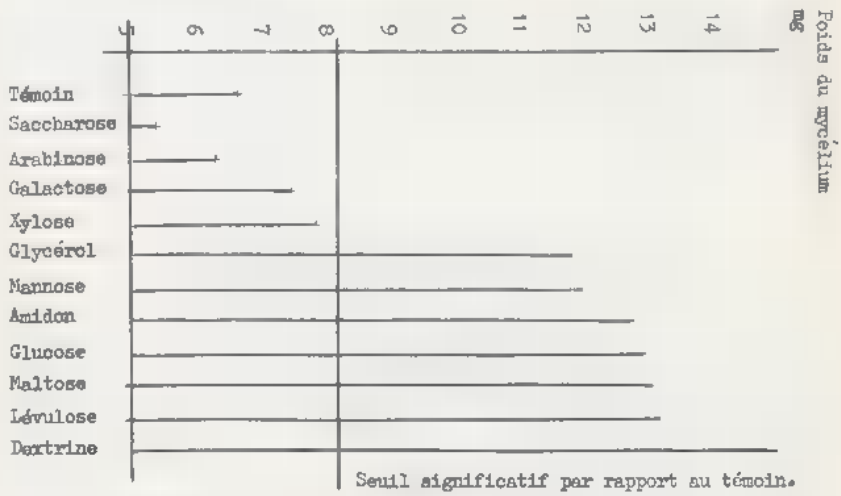


FIG. 6. — Développement du *C. elegans* pour différentes sources de carbone.

TABLEAU N° 6

Etude du développement du *C. elegans* pour différentes sources d'hydrocarbones

											MOYENNES
Témoins	8	4	7	6	5	9	8	6	9	4	6,6
Saccharose	5	4	5	6	6	4	3	7	8	6	5,4
Arabinose	8	7	9	4	5	5	7	9	5	6	6,5
Galactose	9	8	7	9	10	6	5	6	7	8	7,5
Xylose	9	11	9	7	8	9	9	7	4	6	7,9
Glycérol	12	14	15	10	13	10	11	10	12	11	11,8
Mannose	14	11	12	15	13	11	9	10	12	13	12,0
Amidon	15	16	10	13	10	12	13	11	13	14	12,7
Glucose	15	14	12	11	13	14	13	15	11	12	13,0
Maltose	15	12	13	11	12	19	14	13	11	12	13,2
Levulose	16	14	18	11	12	13	15	11	12	10	13,2
Dextrine	20	16	15	15	14	15	17	13	13	12	15,0

	SOMMES DES CARRÉS DES ÉCARTS	DEGRÉS INDÉPENDANTS	VARIANCES	F. CALCULÉ	F. TABLE	
					0,05 %	0,01 %
Total	1 679					
Traitement	1 258	11	114,36	29,39	1,83	2,33
Erreur	421	108	3,89			

Plus petite différence significative : 1,66

Source : MNHN, Paris

Nous y constatons qu'amidon, dextrine, glycérol, maltose, glucose, mannose, lévulose, provoquent un développement tout autre que celui du témoin. Nous pouvons en déduire que, seuls, les sucres du premier groupe sont utilisés par le *C. elegans*.

Ces observations sont assemblées dans le tableau n° 5.

B. — Influence de la teneur en amidon du milieu sur le développement du *C. elegans* in vitro

Il nous a paru intéressant de préciser la variation de développement *in vitro* du *C. elegans* en fonction de la teneur en amidon du milieu. Nous avons donc préparé un milieu identique au précédent (Knop + 2 % de peptone) réparti dans des fioles d'Erlenmeyer. Après stérilisation, des doses croissantes d'amidon sont distribuées dans ces flacons par pipettage sous rayons ultra-violets d'une suspension d'ami-

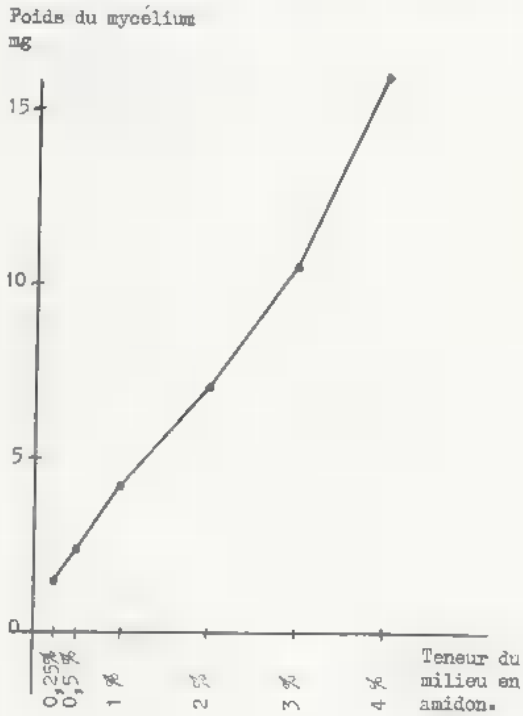


Fig. 7. — Développement du *C. elegans* en fonction de la teneur du milieu en amidon.

Source : MNHN, Paris

don stérilisée par autoclavage modéré. Après soixante jours, le développement mycélien est traité et pesé comme dans les expériences précédentes. La fig. 7 et le tableau n° 7 montrent que, dans les limites de l'expérience, la croissance du *Clitocybe* est proportionnelle à la teneur en amidon du milieu.

TABLEAU N° 7

Etude du développement de *C. elegans* en fonction de la teneur du milieu en amidon

TENEUR EN AMIDON	POIDS DE MYCÉLIUM EN mg (5 répétitions)					MOYENNES
0,06 %	1,4	1,7	1,8	1,5	2,0	1,68
0,12 %	2,2	1,9	2,1	1,7	2,3	2,04
0,25 %	2,1	1,9	1,8	2,4	2,3	2,01
0,5 %	2,9	3,1	3,4	2,5	2,3	2,84
1 %	4,0	3,9	4,5	4,5	4,1	4,20
2 %	6,9	7,5	5,1	8,2	7,5	7,04
3 %	9,1	10,5	12,2	9,5	11,1	10,48
4 %	13,9	15,2	16,1	12,5	12,8	15,90

C. — Influence de certains traitements sur la teneur des plantes en amidon

1) ANNELAGE.

Ainsi que le signale Frison (30), l'amidon est très souvent présent dans le bois et quelquefois en quantités très importantes. Nos observations, basées sur l'emploi de l'iode comme indicateur, ont montré que cet hydrocarbone était très abondant dans le bois de *Coffea robusta, Albizzia stipulata, Albizzia Lebbek*. Il semble chez ces espèces réparti d'une façon très uniforme dans le bois de différents organes; branches, tronc, collet, racine du pivot, racines latérales.

Nous avons constaté par contre que la quantité d'amidon était très variable selon l'état physiologique de la plante. C'est ainsi que le bois d'un arbre recépé en est presque complètement dépourvu au moment du rejet des gourmands. L'amidon est alors vraisemblablement mobilisé sous une forme non décelable à l'iode.

Il est bien connu (18) que la destruction de l'écorce du tronc d'un arbre selon un anneau entraîne la cessation du mouvement descendant de la sève et partant la suppression de tout ravitaillement en hydrocarbones des organes se trouvant en dessous de la zone écorcée.

Il nous a paru intéressant de préciser quel était le sort, au moment de ce traitement, de l'amidon amassé dans les parties inférieures et

Source : MNHN, Paris

TABLEAU N° 8

Action de l'annelage sur la teneur en amidon des parties souterraines

	NOMBRE D'INDIVIDUS				
	TRAITÉS	MORTS UN AN APRÈS LE TRAITEMENT	PRÉSENTANT UNE TENEUR NORMALE EN AMIDON	PRÉSENTANT DES TRACES D'AMIDON	VIDÉS D'AMIDON
Caféiers traités ...	250	232	8	14	228
Caféiers témoins ..	10	0	10	0	0
Albizzia Lebbek traités ...	25	21	[illegible]	2	18
A. stipulata traités ...	25	18	6	3	16
A. stipulata témoins ..	10	0	10	0	0

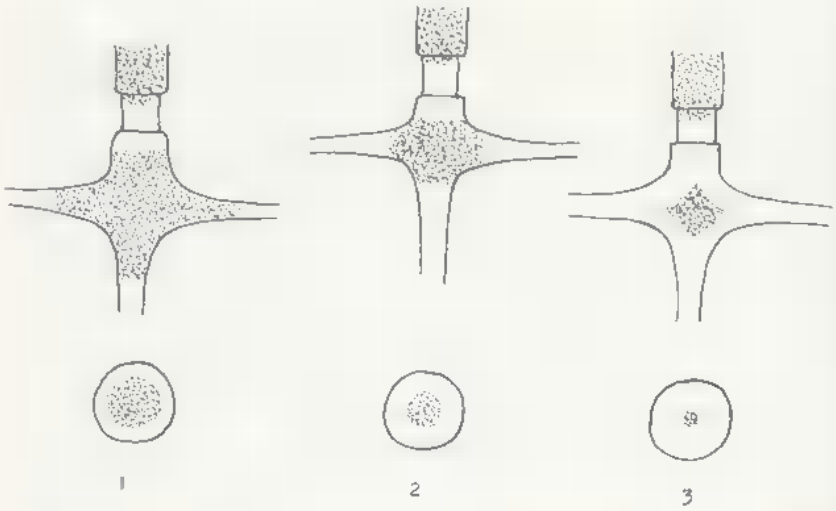


FIG. 8. — Disparition progressive de l'amidon à la suite de l'annélation; en pointillé : zones encore pourvues d'amidon.

Source : MNHN, Paris

principalement dans les racines. Pour cela, nous avons effectué l'annélation sur 250 Caféiers, 25 *A. stipulata* et 25 *A. Lebbek*, soit 300 arbres en tout. Un an après, le traitement donnait les résultats résumés dans le tableau n° 8.

Nous voyons que chez les arbres traités, la teneur en amidon a considérablement diminué. La plupart de ces arbres sont complètement vidés de cette substance, alors qu'aucun changement n'a pu être observé chez les témoins. La teneur en amidon est appréciée de la façon suivante :

Des sections transversales sont pratiquées à la hache aux différents niveaux à étudier, tronc, collet, pivot, racines, à l'état frais. Sur ces sections est appliquée au pinceau une solution d'iode sous forme de lugol double. Après cinq minutes, la coloration bleu noir typique de l'amidon est appréciée à l'œil nu.

Ce procédé bien que primitif permet de classer la teneur en amidon parmi les trois catégories suivantes : amidon normal : coloration bleu noir uniforme; traces d'amidon : coloration bleu noir clair, par plages de faible étendue; absence d'amidon : absence de coloration bleu noir. Cette méthode permet de comparer différentes teneurs en amidon au sein d'une même espèce.

Des observations plus précises dans le temps et l'espace effectuées au cours de cette expérience ont montré que :

1. plus le diamètre du tronc était important, plus l'amidon disparaissait lentement;

2. la partie du tronc placée immédiatement au-dessous du niveau de l'écorçage, les extrémités distales des racines latérales et du pivot sont les premières régions à être vidées de leur amidon. Le collet et la base des plus grosses racines sont les dernières régions à voir leur amidon disparaître. La figure [illegible] schématise cette évolution.

Comme on pouvait s'y attendre les zones situées au-dessus du traitement garde leur amidon même après la mort totale de la plante.

2) Gas-oil.

Les procédés mécaniques ne sont pas les seuls, *a priori*, qui permettent de détruire l'écorce d'un arbre selon un anneau; des pulvérisations ménagées de produits phytotoxiques peuvent entraîner les mêmes efforts.

Nous avons essayé deux corps, le gas-oil et l'arséniate de soude. Deux ou trois pulvérisations de gas-oil pur, effectuées à la base du tronc sur l'écorce saine, entraînent en un ou deux mois la mort de celle-ci tout en respectant l'aubier, pendant un certain temps du moins.

Les conséquences de ce traitement sont en tout point comparables à celles provoquées par l'annelage mécanique de l'écorce : on assiste chez les arbres traités à une disparition quasi totale de l'amidon alors que les témoins ne présentent aucun changement (Tableau n° 9).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU N° 9

Action de pulvérisation de Gas Oil
la teneur en amidon des parties souterraines

	NOMBRE D'INDIVIDUS				
	TRAITÉS	MORTS UN AN APRÈS LE TRAITEMENT	PRÉSENTANT UNE TENEUR NORMALE EN AMIDON	PRÉSENTANT DES TRACES D'AMIDON	VIDÉS D'AMIDON
Caféiers traités ...	100	99 (1)	1 (1)	21	78
Caféiers témoins ..	10	0	10	0	0
Albizzia Lebbek traités ...	22	22	0	4	18
A. stipulata traités ...	16	16	0	2	14

(1) Un Caféier a échappé au traitement.

3) ARSENIC.

Par contre, des pulvérisations d'arséniate de soude à 50 %, 25 %, 10 %, d'anhydride arsénieux effectuées dans les mêmes conditions entraînent très rapidement (en une semaine) la mort complète de l'arbre traité.

En effet, l'arsenic par sa pénétration rapide et son grand pouvoir phytotoxique tue, non seulement l'écorce, mais également la partie périphérique du bois et cela très rapidement. Tout mouvement de la sève ascendante aussi bien que de la sève descendante se trouve alors arrêté; de sorte que les parties souterraines ne sont pas épuisées de leurs substances nutritives.

Dans ces conditions, les organes se trouvant en-dessous de la zone traitée ne sont en aucune façon vidés de leurs réserves amylacées, en raison de la rapidité de la mort de la plante (Tableau n° 10).

4) HORMONES EN APPLICATION SUR PLAIE D'ANNELAGE.

Nous verrons plus loin que des applications de solutions à base de 2,4 D et 245 T sur la plaie d'annelage accélèrent la disparition de l'amidon. La fig. 9 résume ces résultats. La teneur en amidon appréciée d'après la coloration par l'iode est mesurée par rapport à la teneur

Source : MNHN, Paris

TABLEAU N° 10

Action de pulvérisations d'anhydride arsénieux à 25 % sur la teneur en amidon des parties souterraines

	NOMBRE D'INDIVIDUS				
	TRAITÉS	MORTS UN AN APRÈS LE TRAITEMENT	PRÉSENTANT UNE TENEUR NORMALE EN AMIDON	PRÉSENTANT DES TRACES D'AMIDON	VIDÉS D'AMIDON
Caféiers traités ...	250	250	243	7	0
Caféiers témoins ..	10	0	9	1	0
Albizzia Lebbek traités ...	12	12	12	0	0
A. stipulata traités ...	11	11	10	1	0

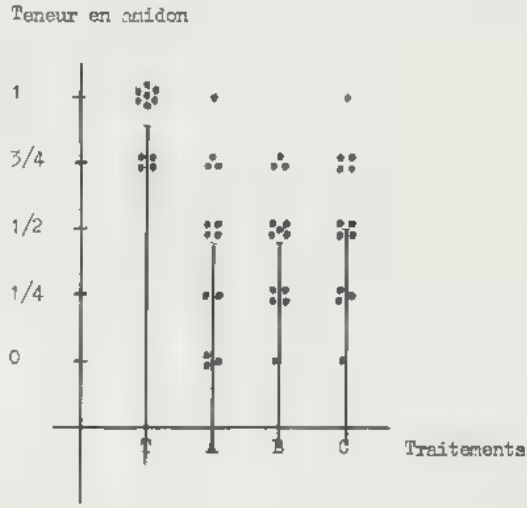


FIG. 9. — Action de l'application de solutions d'hormones sur la plaie d'annelage sur la teneur en amidon des parties souterraines. Fréquences par classes.

Source : MNHN, Paris

normale, celle-ci étant égale à 1. Nous voyons que l'application de solution hormonée (traitement A, B, C) entraîne une teneur en amidon plus faible que pour le témoin T (annélation simple).

D. — Influence de divers traitements sur le développement du *C. elegans*

Nous avons vu que le *C. elegans* présentait *in vitro*, dans les limites de l'expérience, un développement proportionnel à la teneur en amidon du milieu de culture.

Nous avons mis en évidence l'influence de certains traitements sur la teneur en amidon des parties souterraines.

Nous pouvons donc nous demander maintenant si nous sommes en droit de relier ces deux séries de résultats et d'affirmer que certains traitements, tels que l'annélation, ont une action sur le développement *in vitro* du Champignon.

L'idée qui vient immédiatement à l'esprit est d'appliquer les différents traitements sur des arbres (Caféiers et arbres d'ombrage) se trouvant à la périphérie d'une tache de pourridié, c'est-à-dire dans la zone d'extension de la maladie, puis sur les arbres ainsi traités en comparant la vitesse de propagation à celle observée sur les arbres témoins non traités. Mais il est évident qu'une telle expérience (qui fut effectivement mise en place) demande plusieurs années avant d'apporter ses résultats. Aussi nous sommes-nous demandé s'il n'était pas possible d'apprécier expérimentalement la rapidité du développement du Champignon sur certains hôtes dans la nature.

Nous avons cherché en particulier une méthode permettant de préparer à partir de l'hôte un milieu de culture qui soit le reflet de la sensibilité de cet hôte. Sur de tels milieux (utilisés au laboratoire) le développement du champignon varierait dans le même sens que la sensibilité du matériel ayant servi à la préparation de ces milieux, que cette sensibilité soit fonction de l'espèce de l'hôte ou de traitements subis par l'hôte. C'est là une idée très séduisante pour l'expérimentateur, car elle permettrait d'obtenir en quelques semaines au laboratoire des résultats qui, en vraie grandeur, dans la nature, demanderaient plusieurs années.

Thomas H. E. (68-69), avait constaté qu'il ne semblait exister aucune relation entre les sensibilités de différentes essences observées dans la nature et les intensités respectives de développement du champignon sur des milieux de cultures préparés à partir du bois de ces essences. *A priori*, il semble évident que la façon dont est préparé le milieu de culture puisse avoir une influence déterminante. Thomas utilise les liquides obtenus par pressurages de tissus. Ces liquides

Source : MNHN, Paris

sont ensuite filtrés; les milieux de cultures qu'il utilise ne contiennent donc aucun produit insoluble ou éléments figurés. Or, nous avions maintes fois observé lors de la préparation de milieux de culture à base de céréales que certains éléments, tels que le son, étaient indispensables à un développement correct de nombreux champignons. Aussi, avons-nous préparé des milieux de culture à partir de racines broyées.

Cette farine de bois grossière est mise à macérer dans l'eau pendant 12 heures à la température du laboratoire (25 à 30°). Ce mélange qui présente naturellement un pH acide (4 environ) est soumis à un autoclavage de 30′ à 120°, afin de faciliter l'hydrolyse des hydrocarbones. On effectue ensuite une filtration grossière sur toile métallique; elle a simplement pour but d'empêcher que le mycélium n'entraîne avec lui des débris du bois lors de la pesée ultérieure. On obtient ainsi un milieu très coloré, trouble. Ce filtrat est ensuite réparti dans des fioles d'Erlenmeyer et stérilisé selon les procédés habituels : 120°, 20 minutes.

Ces fioles sont ensemencées par la même souche. Deux mois après l'ensemencement, le développement mycélien est recueilli, lavé, séché et pesé.

On constate que les intensités de développement du *C. elegans* sur des milieux ainsi préparés à partir de différentes espèces se classent dans le même ordre que les sensibilités de ces espèces observées dans la nature ainsi que le montrent les résultats des deux expériences mentionnées dans les tableaux 11 et 12 et les fig. 10 et 11.

a) Tableau n° 11 et figure 10.

Dans cette expérience, cinq espèces furent testées par cette méthode. D'après les observations effectuées dans la nature, elles se classent dans l'ordre suivant de sensibilité décroissante au pourridié : *Leucaena glauca, Terminalia perieri, Albizzia Lebbek, Albizzia stipulata, Inga dulcis.* Cinq racines furent prélevées chacune à partir d'un individu de chaque espèce. A partir de chacune de ces racines, 14 tubes de milieu de culture furent préparés. C'est donc un total de 70 tubes de cultures qui fut préparé à partir de chaque espèce.

L'analyse statistique des résultats des pesées des développements mycéliens nous montre que cette expérience est, dans son ensemble, hautement significative, la plus petite différence entre les divers traitements est 0,74 mg. A l'aide de ce nombre, nous voyons que les espèces testées se divisent en deux groupes significativement différents.

α) Le groupe *L. glauca, A. Lebbek, A. stipulata* dans lequel les développements fongiques *in vitro* sont les plus importants; les espèces de ce groupe sont également celles que les observations dans la nature ont révélées comme étant les plus sensibles.

β) Le groupe *T. perieri* et *I. dulcis* dont les développements fon-

Source : MNHN, Paris

TABLEAU N° 11

Etude du développement du *C. elegans* sur les milieux préparés à partir de racines de différentes espèces

ESPÈCES (5 racines par espèce)	POIDS DE MYCÉLIUM EN mg (14 répétitions par racine) (5 racines par espèce)														MOYENNES
Leucaena glauca	1	1	7	2	1	1	1	4	1	1	8	1	5	3	3,9
	1	5	2	4	1	1	1	1	4	1	6	4	5	1	
	1	8	9	2	11	2	6	1	3	1	4	1	6	4	
	1	1	4	1	2	5	7	1	1	1	9	3	4	2	
	7	9	14	11	7	8	12	8	5	1	7	4	4	6	
Albizzia Lebbek	3	5	1	8	3	4	5	4	5	5	4	6	3	6	3,8
	7	4	5	2	3	4	4	3	4	5	2	3	3	4	
	2	1	4	1	1	6	3	3	4	4	6	4	4	3	
	6	2	1	4	4	6	3	3	7	4	10	6	4	5	
	1	1	5	2	1	3	2	6	4	4	5	2	1	3	
Albizzia stipulata	3	1	1	1	4	3	3	1	3	5	3	2	3	4	3,5
	7	4	5	8	5	1	1	4	2	1	9	3	4	2	
	6	3	8	3	4	5	2	4	5	4	6	2	2	3	
	1	4	2	9	5	1	3	2	5	1	6	8	2	1	
	2	1	1	3	4	6	3	4	6	8	4	2	3	5	
Terminalia perieri	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	2,5
	3	4	5	1	1	2	1	2	4	2	5	2	3	4	
	5	3	1	4	2	3	3	4	4	3	7	4	4	2	
	2	3	6	2	2	1	1	5	1	1	2	1	3	1	
	1	2	1	4	1	6	2	3	4	3	5	2	3	3	
Inga dulcis	1	1	2	1	8	14	1	2	1	1	1	2	1	2	1,8
	1	2	2	2	5	4	1	1	1	1	1	2	1	1	
	1	1	3	1	2	3	2	1	2	1	2	1	2	1	
	2	1	4	1	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1	
	3	1	2	2	1	2	2	1	1	2	1	1	1	2	

	SOMMES DES CARRÉS DES ÉCARTS	DEGRÉS INDÉPENDANTS	VARIANCES	F. CALCULÉ	F. TABLE	
					0,05 %	0,01 %
TOTAL	1 912					
Traitement	242	345	60,50	12,50	2,39	3,36
Erreur	1 670	4	4,84			

Plus petite différence significative : 0,74

Source : MNHN, Paris

giques sont les plus faibles et dont les espèces ont été reconnues dans la nature comme étant les moins sensibles.

De plus, nous voyons qu'indépendamment de cette division en deux groupes le classement des espèces d'après leur sensibilité suit presque exactement le classement d'après les développements mycéliens. La seule différence observée entre les deux classements est une inversion entre *I. dulcis* et *T. perieri* qui présentent en fait peu de différence dans leur comportement vis-à-vis du pourridié dans la nature.

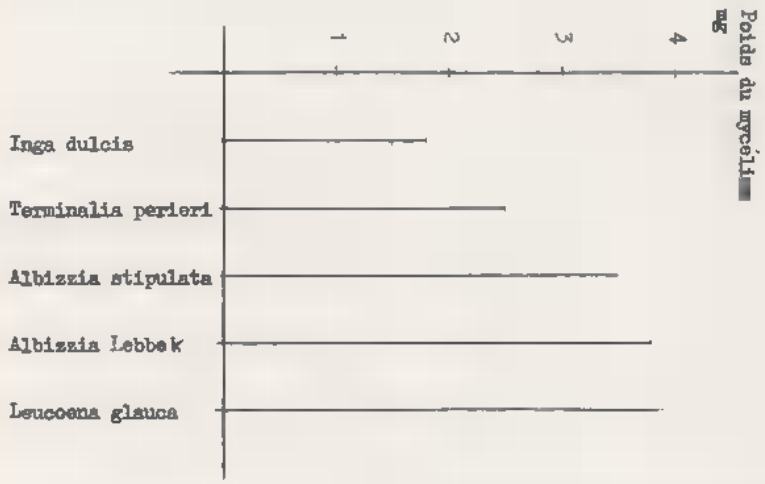


FIG. 10. — Développement de *C. elegans* sur des milieux préparés à partir de racines de différentes espèces.

b) Tableau n° 12 et figure 11.

Cette expérience fut conduite d'une façon semblable à la précédente. Cinq espèces furent testées qui, d'après leur sensibilité observée dans la nature se classent en deux catégories :

D'une part, les espèces pratiquement sensibles : *A. stipulata, A. Lebbek, L. glauca, Manihot glaziowii,* et d'autre part, une espèce peu sensible *I. dulcis.* Le milieu de culture habituel est préparé à partir de racines de ces espèces et réparti dans des fioles d'Erlenmeyer. On obtient ainsi 10 fioles par espèce. Ces fioles sont ensuite ensemencées par une même souche de *Clitocybe.* Soixante jours après, les développements mycéliens sont filtrés, lavés, séchés, pesés comme d'habitude.

Les résultats des pesées sont portés sur le tableau 12 et la fig. 11. L'étude statistique de ces résultats montre que l'expérience est significative dans son ensemble.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU N° 12

Etude du développement du *C. elegans* sur des milieux préparés à partir de racines de différentes espèces

											MOYENNES
Albizzia stipulata	350	430	427	408	386	253	241	464	452	465	387
Albizzia Lebbek	358	214	586	229	405	265	312	363	285	161	317
Leucaena glauca	175	316	345	512	357	241	521	250	89	312	311
Manihot glaziowii	321	380	281	383	356	317	246	241	202	351	307
Inga dulcis	320	63	233	215	232	121	219	250	279	271	220

	SOMMES DES CARRÉS DES ÉCARTS	DEGRÉS INDÉPENDANTS	VARIANCES	F. CALCULÉ	F. TABLE	
					0,05 %	0,01 %
Total	564 204					
Traitement	141 637	4	35 409	3,77	2,58	3,77
Erreur	422 567	45	9 390			

Plus petite différence significative : 86

La petite différence (8,6 mg) nous conduit à diviser ces espèces en deux groupes :

a) d'une part, *I. dulcis* dont les milieux de culture provoquent de faibles développements mycéliens;

b) d'autre part, l'ensemble des autres espèces pour lesquelles les milieux de culture entraînent des développements mycéliens plus importants.

Nous voyons donc que par l'intermédiaire de ce milieu de culture, nous pouvons obtenir en deux mois, *in vitro*, un classement des sensibilités de différentes espèces arbustives correspondant au classement observé dans la nature. Nous disposons donc à partir de cet instant d'une méthode permettant de tester rapidement, non seulement, la sensibilité de différentes espèces, mais encore l'action de différents traitements.

Pendant notre premier séjour à Madagascar, cette méthode fut largement utilisée. A la fin de ce séjour, nous pûmes la contrôler par de nombreuses observations de sensibilités effectuées dans la nature

Source : MNHN, Paris

sur différentes espèces plantées trois ans auparavant dans des zones fortement contaminées par le pourridié.

Cette confrontation, *a posteriori*, nous prouva la validité de cette méthode (Tableau n° 13 et fig. n° 12), dont l'application nous fournit les résultats suivants :

1. Développement comparé du *C. elegans* sur des racines d'*A. Lebbek* annelés un an auparavant et sur des racines d'*A. Lebbek* normaux.

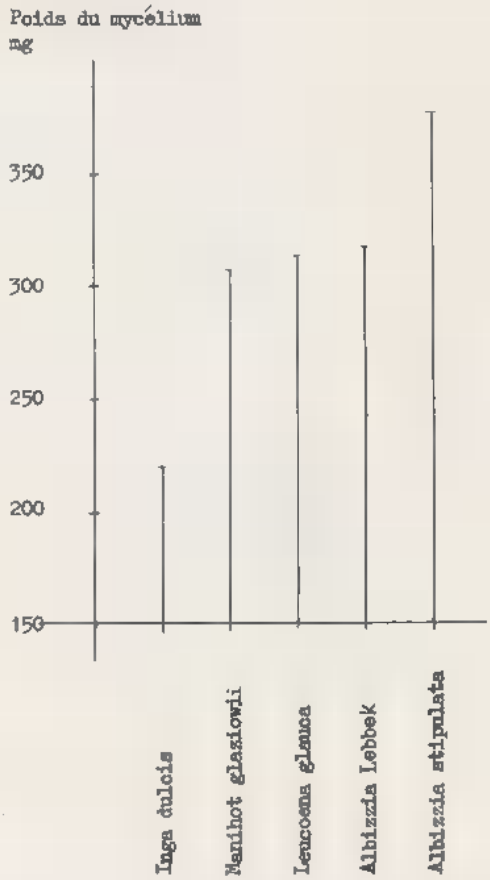


Fig. 11. — Développement de *C. elegans* sur des milieux préparés à partir de différentes espèces.

2. Développement comparé du *C. elegans* sur des racines d'*A. Lebbek* et de caféiers ayant subi différents traitements.

A. Développement comparé du *C. elegans* sur des racines d'*A. Lebbek* annelés et sur des racines d'*A. Lebbek* normaux.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU N° 13

Etude du développement du *C. elegans* sur des milieux préparés à partir de racines de différentes espèces

ESPÈCES	POIDS DU MYCÉLIUM EN mg (10 répétitions)										MOYENNES
Inga dulcis	4	3	3	5	2	1	1	2	4	6	■
Terminalia perieri	7	■	9	■	7	8	7	9	9	12	■
Crotalaria usaramensis	20	18	22	23	21	20	22	24	20	29	21
Tephrosia candida	23	25	24	22	20	26	27	25	26	25	24
Dolichos lablad	29	30	32	38	31	27	30	32	28	39	30
Flemingia sp.	40	41	38	40	37	39	40	36	38	43	39
Cajanus indicus	42	39	40	41	38	43	42	41	39	53	41
Crotalaria latifolia	49	48	51	50	47	51	53	50	48	58	50
C. grahamiana	60	59	62	61	59	56	64	56	64	72	61
Cassia hirsuta	69	72	59	62	68	67	66	64	68	72	61
Albizzia melanocarpa	92	90	102	99	98	105	91	93	94	108	99
Crotalaria striata	111	99	115	112	107	116	104	105	104	98	107
C. courauti	130	141	125	131	135	129	136	127	131	141	132
Manihot utilissima	189	210	190	205	201	195	180	175	176	191	191
Coffea canephora	210	211	204	201	199	206	203	209	210	206	205
Manihot pringleri											
Manihot glaziowii	222	210	211	230	219	217	225	229	230	217	221
Titaunia sp.	260	253	261	282	290	275	269	270	271	289	272
Manihot pringleri											
Manihot utilissima	320	319	332	339	325	324	315	305	340	442	326
Manihot glaziowii											
Manihot utilissima	381	368	370	369	382	379	358	359	365	450	378

Plus petite différence significative : 11,5

Une première série de milieux de culture est préparée à partir des racines d'*A. Lebbek* annelés un an auparavant, une deuxième série constituant le témoin à partir de racines d'*A. Lebbek* normaux n'ayant subi aucun traitement.

Les développements mycéliens provoqués par ces deux séries de milieux de culture sont portés sur les tableaux n° 14 et 14 *bis*.

Source : MNHN, Paris

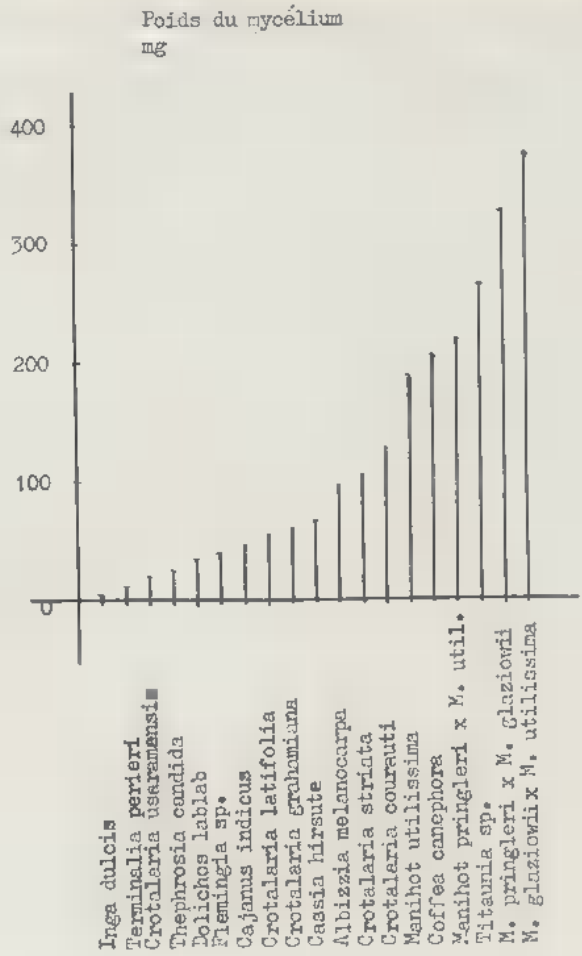


FIG. 12. — Développement de *C. elegans* sur des milieux préparés à partir de différentes espèces.

L'analyse statistique de ces résultats montre que la différence entre les deux milieux est hautement significative. Les milieux préparés à partir de racines d'arbres annelés produisent des développements nettement moins importants.

B. Développement du *C. tabescens* sur des milieux de culture préparés à partir de racines de Caféiers ayant subi différents traitements. Une parcelle comprenant 50 Caféiers fut consacrée à un essai ayant pour but de mettre en évidence l'action éventuelle de différents

Source : MNHN, Paris

produits, appliqués sur la plaie d'annelage, sur le développement du *Clitocybe*.

Après s'être assuré des conditions d'homogénéité de la parcelle et des plantes, tous les Caféiers furent annelés. 11 ne subirent aucun traitement et jouèrent le rôle de témoin; 1[illegible] reçurent sur la plaie d'annelage trois applications à 15 jours d'intervalle d'une solution de

TABLEAU N° 14

Développement du *C. elegans* sur des milieux préparés à partir de racines d'*Albizzia Lebbek* annelés

Poids du mycélium en mg, 8 racines, 30 répétitions							
3	9	4	2	3	4	2	2
2	4	39	3	2	1	8	4
17	8	6	14	7	3	2	1
9	[illegible]	15	5	2	1	9	9
17	[illegible]	6	[illegible]	5	6	4	4
5	[illegible]	38	26	8	2	21	2
12	11	2	4	11	8	[illegible]	3
14	6	21	13	5	2	4	[illegible]
26	2	3	17	2	5	3	5
2	7	19	5	2	7	19	4
14	3	35	2	17	3	8	2
13	11	26	4	18	9	41	9
5	2	4	9	7	13	4	13
28	37	31	9	5	5	7	8
4	4	4	2	12	1	2	1
7	8	3	17	47	4	5	4
81	2	3	13	19	7	9	8
9	15	29	8	12	16	11	15
42	8	3	5	6	5	17	4
7	3	8	13	21	2	9	3
5	11	4	6	5	17	3	15
21	9	22	23	5	3	2	8
28	8	4	18	25	11	9	15
5	11	3	5	15	12	12	4
12	4	12	3	13	8	13	7
13	5	15	5	12	13	7	1
10	[illegible]	8	8	15	11	11	2
71	12	5	7	[illegible]	7	13	4
15	13	3	4	5	8	9	2
8	17	1	13	3	9	4	9

Moyenne générale : 12,7

Source : MNHN, Paris

TABLEAU N° 14 *bis*

Développement du *C. elegans* sur des milieux préparés à partir de racines d'*Albizzia Lebbek* annelés

4	22	4	18	5	3	4	2
26	15	27	5	11	6	19	4
34	29	44	2	23	1	118	116
107	58	6	17	8	12	24	5
14	3	28	12	32	2	13	14
11	5	5	19	13	2	58	3
9	1	18	6	4	8	15	82
11	47	22	11	19	5	11	17
13	123	8	14	26	13	6	8
7	12	4	2	41	2	4	3
82	5	19	▮	13	48	71	16
5	37	2	4	6	13	5	4
4	15	7	18	11	23	▮	16
14	19	53	16	22	8	91	4
8	72	21	24	108	5	15	9
5	34	4	8	5	17	8	84
17	2	15	5	19	12	14	12
4	11	7	13	21	4	5	7
6	9	4	19	4	27	7	54
81	21	9	12	18	41	52	9
5	9	▮	5	15	2	124	11
19	4	9	31	8	14	10	63
32	11	5	54	72	21	7	96
15	7	12	31	128	17	33	8
9	3	15	64	5	4	15	14
13	8	21	13	12	2	12	15
5	2	4	12	5	4	7	10
81	5	▮	4	7	22	14	8
72	9	12	8	11	14	12	5
13	11	13	5	9	9	8	17

Moyenne générale : 18,6

	SOMMES DES CARRÉS DES ÉCARTS	DEGRÉS INDÉPENDANTS	VARIANCES	F. CALCULÉ	F. TABLE	
					0,01 %	0,05 %
Total	185 195					
Traitement	11 584	478	11 584	31	3,86	6,70
Erreur	173 611	1	363			

Source : MNHN, Paris

(traitement A) : 6 % Esther acide 2,4 D, 3 % Esther acide 2,4,5-T; 13 reçurent une application d'une solution à 10 % (traitement B) d'esther isopropylique de l'acide 2,4 D; 13 reçurent une application d'une solution à 10 % (traitement C) de sel de triéthanolamine de l'acide 2,4 D.

TABLEAU N° 15

Nombre de Caféiers en fonction de leur teneur [illegible] amidon et de leur vitalité à la suite de différents traitements

	Vitalité				
	0	0,25	0,50	0,75	1
0	5	0	0	0	0
1/4	4	2	2	0	0
2/4	2	3	3	[illegible]	2
3/4	0	[illegible]	4	4	4
1	0	1	2	3	4

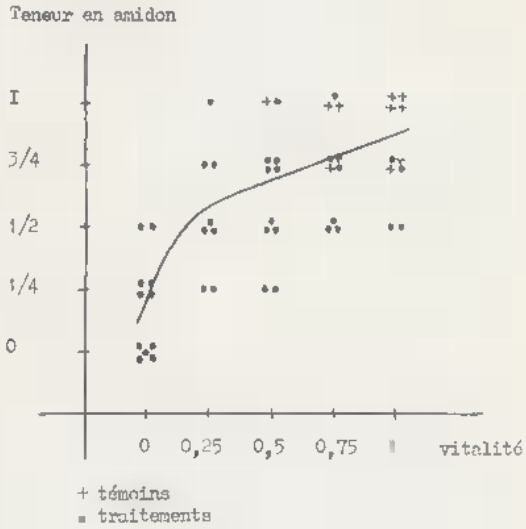


FIG. 13. — Teneur en amidon des parties souterraines en fonction de la vitalité de Caféiers ayant subi différents traitements.

Six mois après on a observé :

1) que la vitalité des arbres ainsi traités pouvait être appréciée en classant ceux-ci en 5 catégories selon qu'ils étaient en parfaite

Source : MNHN, Paris

santé apparente ou présentaient 1/4, la moitié, 3/4 ou la totalité de leur partie aérienne morte.

2) De même selon la teneur en amidon du bois des racines, les arbres furent classés en quatre catégories : amidon normal, 3/4, 1/4 d'amidon, absence d'amidon.

Ces données recueillies par ces deux séries d'observations sont consignées dans le tableau 15 et illustrées par la figure 13.

Nous voyons qu'il existe une nette relation entre la vitalité de la plante et la teneur en amidon. Les arbres ayant reçu une application de solution hormonale sur la plaie d'annelage sont moins vigoureux et moins riches en amidon que les témoins, simplement annelés.

Ensuite, des milieux de cultures furent préparés à partir de racines de chacun de ces arbres ainsi traités selon la technique exposée plus haut. Le développement du *Clitocybe* sur ces différents milieux fut apprécié par pesées du mycélium sec après deux mois de culture dans les fioles. Cette expérience fut répétée dix fois.

Les moyennes de ces 10 mesures sont portées dans le tableau n° 16.

TABLEAU N° 16

Développement du *C. elegans* en fonction de la vitalité de Caféiers ayant subi différents traitements

	Vitalité				
	0	0,25	0,50	0,75	1
Poids mycélium sec	B 4 A 6 C 9 B 11 A 12 ■ 16 C 19 C 21 A 24 C 29 B 34	A 14 C 19 A 23 A 27 C 29 A 51 B 39 C 42	B 28 B 31 A 38 C 45 B 47 B 51 A 56 C 62 A 78 *T 87* C 53	C 28 A 39 C 52 ■ 61 B 70 *T 73* C 78 *T 82* *T 80* *T 90*	A 53 B 68 A 60 *T 65* *T 67* B 71 *T 74* *T 82* *T 90* *T 100*
Moyennes	16	32	52	68	76

Ce tableau montre que le développement du Champignon sur les milieux provenant des arbres témoins est plus important que sur ceux provenant des arbres ayant subi les traitements hormonés.

Le tableau 16 montre la nette relation existant entre le développe-

Source : MNHN, Paris

ment du *Clitocybe* et la vitalité des arbres utilisés à la suite des différents traitements, liée à la teneur en amidon de la plante; nous pouvons en déduire indirectement que le développement de cet organisme est lié à la teneur en amidon du milieu ainsi que nous l'avons mis en évidence directement en étudiant sa nutrition.

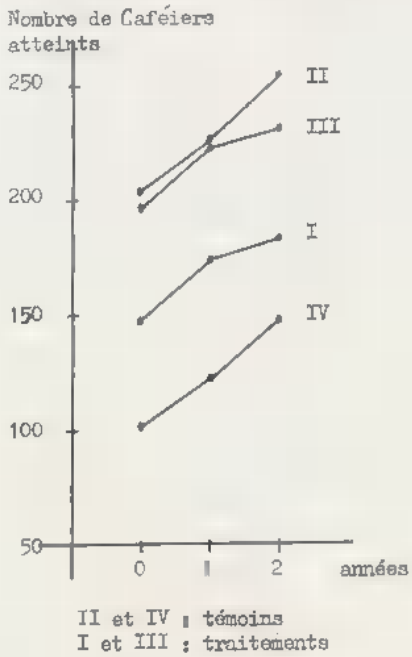


Fig. 14. — Influence de l'annélation sur l'extension de *C. elegans*.

Alors que pour les parcelles témoins, le nombre de Caféiers annuellement atteints augmente (proportionnellement au carré du temps), par contre pour les parcelles traitées, le nombre de Caféiers diminue nettement à partir de la deuxième année (Tableau n° 17, fig. 14).

Ce retard d'une année dans le début d'action du traitement correspond à la durée nécessaire pour que les parties souterraines des arbres se vident de leur amidon. Or, nous avons vu qu'en un an le pourridié progressait en moyenne d'un rang de Caféiers.

Nous possédons à partir de ce moment une méthode permettant d'arrêter la progression du pourridié. Simple et peu coûteuse en main d'œuvre, elle a, par contre, le grave inconvénient d'entraîner, par son principe même, la mort d'un assez grand nombre de Caféiers et d'arbres d'ombrage.

En raison du caractère extensif de la plupart des plantations de

Source : MNHN, Paris

TABLEAU N° 17

Résultats [redacted] une période de deux ans de l'annelage comme méthode de lutte contre l'extension du pourridié

PARCELLES	I	II	III	IV
Nombre de Caféiers malades ou disparus au jour du traitement	145	203	199	103
Nombre de Caféiers ayant contracté la maladie la 1re année	18	20	24	22
Nombre de Caféiers ayant contracté la maladie la 2e année	8	28	9	21
Nombre de Caféiers traités	224	0	290	0

Caféiers à Madagascar, le principe de cette méthode de lutte est parfaitement soutenable. Aussi fait-elle maintenant l'objet du gros effort de démonstration des équipes de lutte.

QUATRIÈME PARTIE

TRICHODERMA VIRIDE ET CLITOCYBE ELEGANS

A. — Le *Trichoderma viride*

L'action antagoniste de *Trichoderma viride* à l'égard de nombreux micro-organismes est bien connue (Allen, Hartey, Weindling). Son action antagoniste contre l'*A. mellea* [redacted] particulièrement été mise en évidence par Bliss (7) lors de traitements par le sulfure de carbone. Ce dernier a effectué des essais systématiques afin d'étudier l'action de composés chimiques sur la vitalité de *A. mellea*. Les produits gazeux étaient injectés dans le sol où l'*A. mellea* se trouvait dans des racines de *Citrus*. La vitalité du parasite est appréciée, à la suite du traitement, par des isolements effectués au niveau des racines. Il constata ainsi que le sulfure de carbone à partir d'une certaine dose entraîne la mort de l'*A. mellea*.

Des doses inférieures ne provoquent la mort du parasite que dans le cas où le *T. viride* est présent. Ce dernier dont le développement se trouve, semble-t-il, favorisé par le traitement au sulfure de carbone, est alors capable de détruire le parasite des racines de *Citrus*.

Source : MNHN, Paris

Pour étudier les rapports entre le *C. elegans* et le *T. viride*, nous avons commencé par préciser quelques points de la biologie de ce dernier.

B. — Nutrition hydrocarbonée du *T. viride*

Le milieu Knop + 2 % de peptone est introduit dans 150 fioles d'Erlenmeyer, bouchées et stérilisées 20′ à 120°, puis réparties en 15 lots dont 14 reçoivent chacune 2 % d'un sucre ou d'un alcool, le quinzième ne contenant ni sucre ni alcool constitue le témoin. Comme dans le cas de l'expérience homologue réalisée sur le *C. elegans*, les sucres et les alcools sont ajoutés stérilement au milieu Knop + 2 % de peptone par pipettage sous rayons ultraviolets d'une solution préalablement stérilisée par filtration sur bougie. Ces fioles sont ensemencées par une même souche de *T. viride* et laissées trois semaines à une température de 25°.

Les mycéliums sont alors rincés, séchés, et pesés fiole par fiole. Les résulatts de ces pesées sont portés dans le tableau n° 18 et illustrés par la fig. n° 15.

Tableau n° 18

Nutrition hydrocarbonée du *Trichoderma viride*

Hydrocarbone	Poids mycélium sec en mg, 10 répétitions										Moyennes
Amidon	144	215	208	148	205	160	235	261	225	187	198
Dextrine	180	222	133	240	206	190	180	213	111	219	169
Glycérol	152	168	167	216	156	154	138	271	193	193	180
Ethanol	153	150	118	150	96	124	167	151	158	167	143
Saccharose	223	162	120	287	117	76	142	177	164	196	166
Maltose	84	61	27	48	14	9	6	35	22	71	37
Lactose	191	190	177	145	131	116	238	187	225	183	177
Glucose	133	135	276	118	153	185	232	158	132	145	166
Galactose	219	345	317	197	272	116	161	232	216	293	236
Mannose	145	119	102	150	141	103	125	100	122	225	133
Mannite	182	192	187	201	223	177	174	171	187	154	184
Xylose	197	154	357	170	145	216	300	251	164	171	212
Arabinose	51	175	164	132	257	80	61	71	54	72	112
Levulose	185	208	253	220	188	183	67	54	25	174	153
Témoin	60	31	19	58	4	25	9	19	41	22	28,8

Plus petite différence significative : 47,9

Source : MNHN, Paris

On constate que les produits testés, sauf un (maltose), correspondent à des poids du mycélium significativement différents des poids du témoin.

Si nous comparons cette nutrition hydrocarbonée du *T. viride* à celle du *Clitocybe*, nous constatons que la première est beaucoup

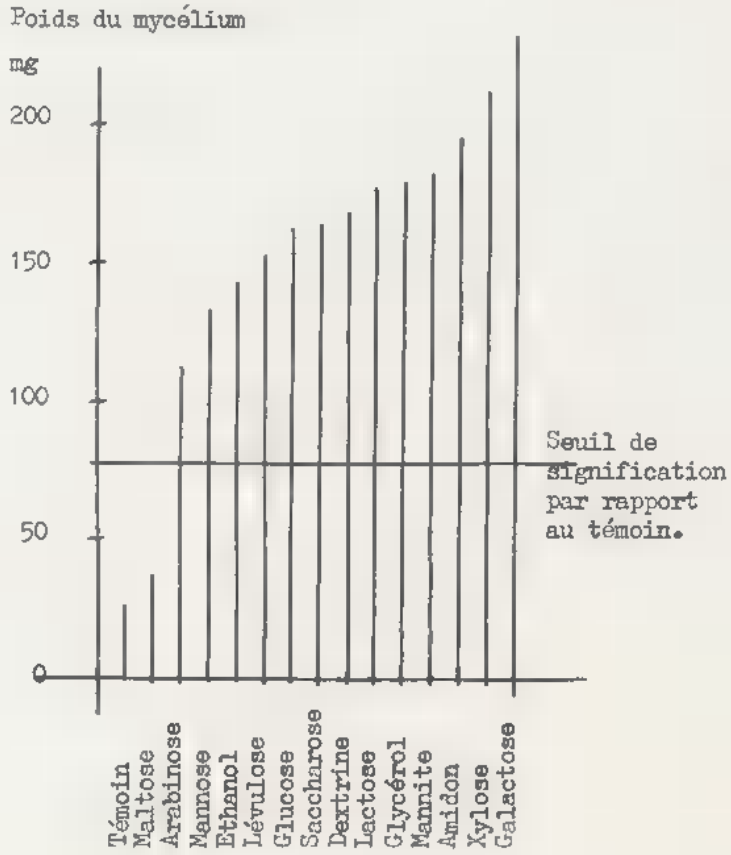


FIG. 15. — Développement de *T. viride* pour différentes sources de carbone.

plus générale et capable d'utiliser les pentose, arabinose et xylose, contrairement à celle du *Clitocybe elegans*. A priori, le *T. viride* présente donc une alimentation le rendant apte à succéder au *Clitocybe* dans la nature, sur les organes atteints, puisqu'il lui permet de consommer des composés laissés par ce dernier.

Source : MNHN, Paris

C. — Le *Trichoderma viride* successeur normal du *Clitocybe elegans*

Lors de l'application de la méthode de traitement avec arrachage total par les équipes officielles de lutte contre le pourridié, nous avons pu examiner un grand nombre de systèmes radiculaires atteints et sains sur des centaines d'hectares.

Lorsque des racines d'arbres envahies par le *Clitocybe* et mortes de ce fait sont, à la suite d'arrachage, disposées à l'air libre, on constate que la surface de leur écorce se couvre très rapidement (2 jours) de fructifications de *Trichoderma viride* principalement au niveau des craquelures et des sections.

La rapidité, avec laquelle apparaissent ces fructifications fait penser que *T. viride* existait déjà dans la racine au moment de l'arrachage. Aussi, avons-nous procédé à de nombreux isolements à partir de racines atteintes de pourridié à différents stades et fraîchement arrachées (moins d'une heure).

Dans ce but, ces racines sont classées en trois catégories d'après le stade d'envahissement par *C. elegans* auquel elles se trouvent :

a) Racines récemment atteintes et encore vivantes.

b) Racines mortes au début de l'envahissement du bois.

c) Racines mortes complètement envahies.

Dans chaque catégorie, cinq racines sont choisies et, à partir de chacune d'elles, 200 tubes de cultures ensemencés au moyen de cubes de bois de 3 à 5 mm de côtés prélevés aseptiquement. A partir de

Tableau n° 19

Résultats d'isolement des organismes successeurs de *C. elegans*

(Nombre de tubes d'isolement)

Origine des isolements	Organisme isolés			
	C. elegans	T. viride	Autres organismes	Aucun organisme
Racines récemment atteintes par *C. elegans* et encore vivantes	732	126	79	63
Racines mortes; début de l'envahissement du bois par *C. elegans* ...	253	447	87	213
Racines mortes, complètement envahies par *C. elegans*	12	756	232	0

Source : MNHN, Paris

chaque catégorie, nous obtenons donc 1 000 tubes de cultures. Les développements qui s'ensuivent sont classés en quatre groupes : *C. elegans*, *T. viride*, autres organismes, aucun organisme. Le tableau n° 18 montre les fréquences d'apparition en fonction des catégories de racines.

Nous voyons que plus la racine ayant donné le fragment d'ensemencement est à un stade avancé d'envahissement par le Clitocybe et plus le *T. viride* est fréquent. Dans tous les cas, ce dernier est beaucoup plus fréquent que chacun des organismes rangés dans la classe : autres organismes.

Le *T. viride* en particulier se montre comme étant le successeur normal dans la nature du *C. elegans*.

Mais il semble exister entre le stade *C. elegans* et le stade *T. viride* un stade intermédiaire ne comprenant aucun organisme, mis en évidence par les 213 isolements effectués à partir de racines (2e ligne tableau n° 19) et demeurés stériles.

Il semble qu'il existe entre les territoires occupés par le *C. elegans* et les territoires *T. viride* une zone intermédiaire aseptique et que le *T. viride* ne suive pas immédiatement la mort du *Clitocybe* dans sa progression.

Afin de vérifier cette hypothèse, nous avons découpé en tranches une racine d'*Albizzia Lebbek* qui, ayant été contaminée naturellement par l'extrémité proximale, présentait en quelque sorte un gradiant chronologique dans l'évolution du pourridié.

Trente tranches furent ainsi obtenues, que l'on peut grouper en trois classes de 10 tranches chacune selon qu'elles provenaient du milieu de la racine, de son extrémité proximale atteinte depuis longtemps par le pourridié ou de la région distale de la racine atteinte depuis peu.

A partir de chacune de ces tranches, 50 tubes de culture furent ensemencés comme précédemment par des petits cubes de bois prélevés aseptiquement. Comme pour l'expérience précédente, les tubes ensemencés furent rangés en quatre classes d'après les développements qu'ils présentent : *Clitocybe*, *Trichoderma*, autres organismes, aucun agent.

Le tableau n° 20 et la figure n° 16 nous montrent la répartition des fréquences d'apparition de ces quatre classes réparties entre les 3 catégories des tranches de racines.

Nous voyons que les isolements restés stériles furent beaucoup plus nombreux dans la zone centrale, se trouvant chronologiquement après le *Clitocybe* et avant le *T. viride*. Certaines tranches de cette zone ne donnèrent même aucun organisme. Or, à l'examen microscopique et macroscopique, des fragments de ces tranches se révélèrent comme étant complètement injectés dans toute leur épaisseur de mycélium du *Clitocybe*. Ce mycélium, n'ayant donné aucun dévelop-

Source : MNHN, Paris

TABLEAU N° 20

Résultats d'isolement des organismes successeurs de *C. elegans*

(Nombre de tubes d'isolement)

ORIGINE DES ISOLEMENTS	ORGANISMES ISOLÉS			
	C. ELEGANS	T. VIRIDE	AUTRES ORGANISMES	AUCUN ORGANISME
Racine : extrémité proximale (10 sections)	0	356	141	3
Racines : milieu (10 sections)	147	115	52	186
Racine : extrémité distale (10 sections)	432	27	12	29

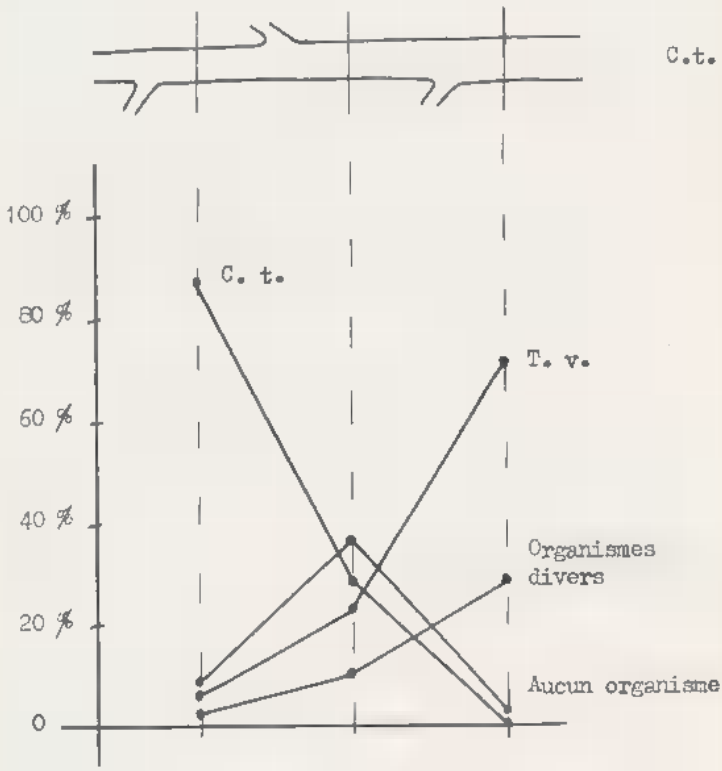


FIG. 16. — Résultats d'isolements pratiqués à différents niveaux d'une racine attaquée par *C. elegans*.

Source : MNHN, Paris

pement dans les tubes de culture utilisés lors des isolements, a toutes les chances d'être mort et aseptique.

Cette observation fait donc supposer que le *T. viride* tue à distance le *Clitocybe* en avant de son front de progression, probablement par sécrétion de substances toxiques diffusant dans le milieu plus vite que le Champignon. Or, la production de substance toxique (gliotoxine-viride) par le *T. viride* est un phénomène bien connu [EVANS E. et GOTTLIEB D. (26), WRIGHT J. M. (78-79)], et son rôle antagoniste vis-à-vis d'autres organismes dans le sol a fait l'objet de très nombreuses études : WOOD R. K. S. (77), RABECHAULT H. (56), WALLEN V. R et SHOLKO A. J. (71).

Ces observations apportent la preuve du rôle joué par les sécrétions du *T. viride* dans la nature en ce qui concerne le *Clitocybe elegans*.

Surpris de voir l'exubérance du développement du *T. viride* sur les racines atteintes de pourridié, nous avons essayé de mettre en évidence le rôle de telles racines en tant que milieu de culture pour le *T. viride*.

Dans une cinquantaine de tubes de Roux sont disposés des morceaux de bois (de la grosseur d'un crayon et de 5 cm de longueur), découpés au niveau du cambium dans des racines d'*A. Lebbek* atteints de pourridié. Chaque morceau comprend une couche de bois, une de cambium et une d'écorce. Un deuxième lot de tubes reçoit des morceaux semblables découpés dans des racines saines. Tous ces tubes sont pourvus de quelques cm³ d'eau, bouchés, stérilisés et ensuite ensemencés par la même souche de *T. viride*, isolée précisément d'une racine atteinte de pourridié. Une semaine après, on observe des différences sensibles dans le développement du Champignon sur ces deux lots. Sur les morceaux de bois atteints de pourridié, le développement de *T. viride* est plus rapide, plus important, de sorte que ces fragments sont très vite complètement recouverts par le Champignon. De même les fructifications se forment plus tôt.

Ainsi, le *T. viride* succède bien dans la nature au *Clitocybe elegans*.

D. — Présence du *Trichoderma viride* dans différents types de sols

Nous avons effectué des recherches systématiques afin de mettre en évidence la présence du *T. viride* dans différents types de sols.

Nous avons opéré par mise en culture de particules de terre prélevées aseptiquement, sur une gélose nutritive, disposée dans des boîtes de Pétri ou des tubes, préparée à partir d'une macération de terre

Source : MNHN, Paris

riche en humus : 500 g de terre dans 500 cm³ d'eau pendant 12 heures à 25°.

Par filtration sur coton, on obtient un liquide assez opaque, acide (pH 4 à 5) auquel on incorpore 20 pour mille de gélose. Ce milieu est réparti et stérilisé modérément afin d'éviter l'hydrolyse de la gélose en milieu acide. (L'utilisation de ce milieu de culture a immédiatement mis en évidence l'importance de la teneur en humus de la terre utilisée pour la préparation de ce milieu sur le développement du *T. viride* : l'humus a une action fortement favorisante sur le développement de ce Champignon, in vitro).

Les prélèvements de terre sont effectués à différentes profondeurs. A chaque niveau et pour chaque sol, 100 boîtes de Pétri sont ensemencées par un seul grain de terre chacune.

TABLEAU N° 21

Fréquence d'apparition du T. viride dans différents sols (Pourcentage de mise en culture ayant provoqué un développement du T. viride)

NIVEAU	SOLS DE FORÊTS	SOLS DE CAFÉIÈRE RICHE EN HUMUS (fauché)	SOLS DE CAFÉIÈRE PAUVRE EN HUMUS (sarclé)	SOLS SOUS CULTURES DE LÉGUMINEUSES	SOLS DE PRAIRIE SUR COLLINES ÉRODÉES PAUVRE EN HUMUS
— 5 cm	98 %	95	35	27	22
— 20 cm	53	48	29	15	12
— 40 cm	47	26	14	7	5

Les résultats (tableau 21) mettent en évidence les corrélations existant entre :

a) d'une part, la profondeur du prélèvement de l'échantillon de terre et la fréquence d'apparition du *T. viride* en culture.

b) d'autre part, la richesse du sol en humus et cette même fréquence. Nous avons alors essayé, en utilisant la même technique, de mettre en évidence une corrélation possible entre :

1) la virulence des taches de pourridié et la fréquence d'apparition du *T. viride;*

2) cette même virulence et l'aptitude de la souche de *Clitocybe* à développer des rhizomorphes.

Ces observations portent sur 20 taches de pourridié :

a) cinq se trouvant sur colluvium de bas de pente exceptionnellement riche en humus. Le pourridié n'est alors jamais très virulent ainsi que nous l'avons vu plus haut.

Source : MNHN, Paris

b) quinze sur alluvions, se rangeant en 3 classes selon leur virulence.

Pour chaque tache de pourridié, 100 mises en culture en tubes à partir de grains de terre ont été effectuées pour chacun des 3 niveaux, ce qui constitue un total de 6 000 tubes de culture. Egalement pour chaque tache de pourridié, la souche du *Clitocybe* a été isolée afin de préciser son aptitude à former des rhizomorphes.

Cette aptitude est d'autant plus élevée que le nombre de croix portées dans le tableau est important. Les résultats de cette expérience sont rassemblés dans le tableau n° 22.

A la lecture de ces résultats, nous constatons que :

A) *sur alluvions :*

1. la virulence des taches de pourridié est en relation avec l'aptitude de la souche à former des rhizomorphes, ainsi que nous l'avons vu déjà plus haut;

2. par contre, il semble n'exister aucune relation entre cette virulence et la fréquence d'apparition de *T. viride.*

B) *sur colluvium :*

3. quelle que soit la souche, les taches sur colluvium ne sont jamais très virulentes;

4. cette faible virulence est par contre à relier à la très grande fréquence d'apparition du *T. viride.*

En résumé, nous constatons que si on peut présumer une action du *T. viride* sur la virulence du pourridié, cette action doit être sensible principalement en terre exceptionnellement riche en humus. En terre plus normale, les variations de virulence observées ne semblent pouvoir être rattachées qu'à des variations de souches du *Clitocybe.* On peut se demander comment le *T. viride* peut influencer en quoi que ce soit la virulence et la rapidité d'extension de ce dernier puisque :

a) le *C. elegans*, comme nous l'avons vu, ne se trouve pratiquement jamais libre dans le sol, mais au contraire dans les tissus de l'hôte et plus spécialement sous l'écorce de racines à l'abri des atteintes du *T. viride.*

b) le *T. viride* étant saprophyte ne peut que succéder au *Clitocybe;* ce dernier étant parasite est le seul à pouvoir envahir les tissus sains de l'hôte et ainsi gagner toujours de vitesse son antagoniste.

Mais si on se souvient de la nécessité qu'il y a d'opérer avec des masses d'inoculation importante lors des contaminations artificielles pour obtenir des résultats positifs, on peut trouver une explication à l'action du *T. viride :* cet organisme agit très vraisemblablement en détruisant peu à peu le *C. elegans* dans les souches, racines et autres masses ligneuses des arbres morts de pourridié. Rappelons à ce sujet nos observations effectuées sur la fréquence d'apparition du *T. viride*

Source : MNHN, Paris

TABLEAU N° 22

Fréquences d'apparition du *T. viride* dans différents sols

(Pourcentage)

PROFONDEUR	CINQ TACHES DE POURRIDIÉ SUR COLLUVIUM DE BAS DE PENTE D'UNE RICHESSE EXCEPTIONNELLE EN HUMUS					CINQ TACHES DE POURRIDIÉ PEU VIRULENTES SUR ALLUVIONS					CINQ TACHES DE POURRIDIÉ DE VIRULENCE MOYENNE SUR ALLUVIONS					CINQ TACHES DE POURRIDIÉ DE FORTE VIRULENCE SUR ALLUVIONS				
— 5	100	98	96	90	92	30	51	39	29	42	43	51	54	49	43	48	53	65	39	42
— 20	55	47	63	56	49	27	19	20	22	21	28	23	29	22	26	24	23	32	26	39
— 40	35	47	39	46	42	18	10	13	14	11	22	15	18	12	19	9	17	20	16	11
Aptitude à développer des rhizomorphes		+ + +	+	+ + +	+ +	+	+		+	+ +	+ +	+ +	+ + +	+	+ +	+ + +	+ +	+ + +	+ + +	+ + +

Source : MNHN, Paris

sur les racines extirpées du sol lors de la lutte mécanique par arrachage total.

D'autre part, nous avons observé que, dans certains cas, les planteurs de Caféiers, pour des raisons d'économie de main d'œuvre, se contentent d'arracher seulement les arbres fortement atteints par la maladie et ne portant plus une récolte intéressante. Cette pratique n'arrête évidemment pas la progression de la maladie puisque les arbres contaminés, mais bons producteurs, sont infectants, mais on constate que la vitesse d'extension de la maladie diminue régulièrement d'année en année jusqu'à un niveau très faible. Il est à penser que par cette pratique les masses d'inoculation se trouvant dans le sol du fait de cet arrachage tardif disparaissent plus vite que ne se montrent de nouvelles du fait de la maladie. Le bilan de ces deux opérations antagonistes est alors négatif pour le pourridié qui se trouve ainsi peu à peu éliminé. Il est probable que dans les terres très riches en humus le *T. viride* a une action semblable.

E. — Action de produits chimiques épandus dans le sol sur la fréquence d'apparition du *T. viride*

Au cours des essais de lutte contre le pourridié par voie chimique portant sur une surface totale de 15 hectares de Caféiers atteints de la maladie, nous avons constaté à la suite de certains traitements une augmentation considérable de la fréquence d'apparition du *T. viride* sur les racines contaminées.

Les différents produits chimiques testés (une trentaine) étaient appliqués de trois façons différentes :

a) par introduction dans un ou plusieurs trous forés à la base du tronc des arbres;

b) par pulvérisation sur la base du tronc, le collet et les grosses racines mises à jour par déchaussement;

c) par répartition sur le sol et dans le sol.

Certains de ces produits étaient des anticryptogamiques actifs. Dans ces conditions, nous avons constaté que les pulvérisations de solution de chlorure de métoxyéthylmercure à 0,35 % et de suspension de soufre à 8 % sur les parties souterraines mises à jour par déchaussement entraînaient une quinzaine de jours après le traitement un développement extrêmement exubérant des formations fructifères du *T. viride* sur ces organes.

Dans certains cas, les racines étaient entièrement recouvertes par un manchon presque continu de fructifications du *T. viride*.

Cette observation est à rapprocher de celles effectuées par Bliss (7-9). On sait que ce dernier, étudiant l'action léthale du sulfure de carbone sur l'*A. mellea*, sur racines de *Citrus*, en Californie, a mis en

Source : MNHN, Paris

évidence que des doses de produits non mortelles pour l'*A. mellea* entraînaient la destruction de cet organisme par le *T. viride* envahisseur. WARCUP (72) fait des observations similaires avec le formol.

F. — Antagonistes du *T. viride*

Nous avons alors pensé que le développement du *T. viride* était sans doute, en temps normal, limité par d'autres organismes qui, plus sensibles que lui aux anticryptogammiques, voyaient leur action arrêtée lors de l'application des traitements; le *T. viride* débarrassé pour un temps de ces antagonistes prenait alors un développement exubérant. Ce qui expliquait l'exubérance observée dans le développement du *T. viride*.

Pour confirmer cette hypothèse, nous avons alors effectué des séries d'isolements à partir des différents sols et portant sur plusieurs milliers de tubes.

Comme pour les isolements du *T. viride*, nous avons utilisé une gélose préparée à partir de décoction de terre; les échantillons de sols sont prélevés aseptiquement dans les tubes stériles à différentes hauteurs le long de trous verticaux fraîchement préparés dans le sol à étudier.

Huit ou quinze jours après l'ensemencement, les développements se produisant dans chaque tube sont soigneusement examinés.

Ils attirent les remarques suivantes :

a) le nombre de colonies se développant dans chaque tube est plus faible que celui auquel on pourrait s'attendre : 1 à 5 en général;

b) les organismes se développant peuvent, pour la plus grande majorité d'entre eux, se classer ainsi : 1, *Trichoderma viride;* 2, bactéries; 3, *Penicillium* et Actinomycètes, ces derniers peu fréquents.

De plus, il est rare de constater dans le même tube des développements du *T. viride* d'une part et de *Penicillium* ou d'Actinomycètes d'autre part. Il semble que ces deux groupes d'organismes s'excluent mutuellement. Il se peut du reste que cet antagonisme n'intervienne pas au stade du tube de culture, mais antérieurement au niveau de la terre touchée par le fil de platine lors de l'ensemencement. Il est, de plus, remarquable que ce soit presque toujours les mêmes espèces de *Penicillium* ou d'Actinomycètes que l'on rencontre pures d'emblée en culture ou tout au moins ne voisinant pas avec le *T. viride* dans le même tube. Alors que ce sont d'autres espèces de ces deux groupes qui voisinent avec le *T. viride* dans les rares cas où cela se produit. Il semble donc que ces premières espèces ou bien ne puissent se trouver sur le même grain de terre que le *T. viride* ou bien ne puisse pas se développer dans le même tube.

Source : MNHN, Paris

Aussi avons-nous entrepris des essais de confrontations entre ces *Penicillium* et Actinomycètes d'une part et, d'autre part, *le T. viride*.

Dans le cas général, trois événements peuvent se produire :

a) un des deux organismes supplante, envahit complètement l'autre qui disparait;

b) les deux organismes se développent chacun de leur côté et arrivent bientôt au contact l'un de l'autre sans aller plus loin;

c) les deux organismes se développent chacun de leur côté, mais n'arrivent pas au contact l'un de l'autre. Ils demeurent séparés par une zone d'épaisseur variable; cette zone s'explique par la sécrétion par un de deux organismes d'une substance antagoniste de l'autre.

Dans la plus grande majorité des cas, lorsqu'on met en présence le *T. viride* et un autre organisme, c'est la première éventualité qui se produit : le *T. viride* envahit complètement son adversaire qui n'est bientôt plus visible ni décelable par réisolement. Dans notre cas, c'est au contraire l'éventualité b) qui se produit le plus souvent et quelquefois même l'éventualité c). On observe en effet une zone aseptique séparant les deux organismes; l'épaisseur de cette zone très variable varie selon l'espèce de *Penicillium* ou d'Actinomycète mise en jeu en face du *T. viride*. Pour que cette expérience soit démonstrative dans le cas des Actinomycètes, il faut avoir soin d'ensemencer les espèces de ce genre bien avant le *T. viride*, une à deux semaines auparavant, pour compenser les différences considérables de vitesse de développement entre ces deux groupes d'organismes. Ces observations nous conduisent aux conclusions suivantes :

a) il existe dans le sol des Champignons du genre *Penicillium* et des Actinomycètes qui ne se laissent ni envahir, ni supplanter par le *T. viride*, mais limitent son développement, le tiennent en respect;

b) lors des isolements en tubes à partir de sol, le *T. viride* et ses antagonistes sont rarement observés au sein du même tube de culture. Cette observation nous avait conduit à penser que cet antagoniste pouvait intervenir au niveau du tube de culture ou au niveau de grain de terre origine de l'isolement. Nous venons de voir que le *T. viride* et ses antagonistes pouvaient très bien se développer dans les mêmes tubes de culture côte à côte et même que la présence d'une zone stérile les séparant (sécrétion dans le milieu des substances antagonistes) n'était pas obligatoire. Il ne reste donc qu'une seule éventualité à retenir : les phénomènes d'antagonisme observés interviennent au niveau du grain de terre;

c) ces actions ne semblent pas mettre en jeu d'une façon constante la sécrétion dans le milieu de substances antibiotiques. Remarquons que dans un article récent Waksman précise qu'il ne faudrait pas exagérer l'influence du rôle des antibiotiques dans la lutte pour la vie des différentes espèces et en particulier des microorganismes du sol.

Source : MNHN, Paris

Dans le cas présent, il semble toutefois indubitable que l'action des antagonistes à l'égard du *T. viride*, de certains Actinomycètes en particulier, explique d'une façon satisfaisante l'exubérance observée dans le développement du *T. viride* lors de l'application, dans la nature, de certains corps anticryptogamiques.

CONCLUSION

Une idée classique en Phytopathologie, science née dans les pays tempérés, est que les pourridiés, en particulier ceux des plantes ligneuses, sont des maladies de faiblesse attaquant des individus se trouvant dans de mauvaises conditions de milieu, principalement quant à leur système radiculaire : on invoque souvent l'action néfaste de la trop grande humidité, et le redressement de ces conditions défavorables est souvent préconisé comme moyen de lutte.

Cette conception restait communément admise malgré les études d'éminents phytopathologistes ayant travaillé dans les pays chauds, en Insulinde en particulier. Leurs travaux montraient combien il était vain de vouloir lutter par modification des conditions de milieu, que certains agents de pourridiés avaient un caractère virulent et un pouvoir pathogène leur permettant de se jouer de ces fameuses conditions de milieu et, qu'en définitive, on ne connaissait pratiquement aucune méthode économiquement applicable en conditions plantations dans un pays sous-développé.

Nous espérons par cette étude d'un agent de pourridié présentant en quelque sorte un caractère parasitaire idéal, puisqu'il est pratiquement capable d'attaquer n'importe quelle plantation ligneuse tropicale dans n'importe quelles conditions de milieu, avoir contribué à faire mieux ressortir les grandes différences de caractères existant entre les pourridiés des régions tempérées et les pourridiés tropicaux.

RESUME

I. — Pourridié provoqué par l'*Armillariella* = *Clitocybe elegans* Heim

Depuis leur établissement, les plantations de Caféiers Robusta et Kouilou à Madagascar sont en butte aux attaques d'une des plus graves maladies radiculaires des cultures arbustives : le Pourridié provoqué par un Champignon du groupe de *Clitocybe tabescens*, qu'il faut désigner désormais sous l'appellation de *Clitocybe* (*Armillariella*) *elegans* Heim.

A. — Symptômes.

Cette maladie détermine dans les plantations la formation de « taches » d'étendue variant de quelques mètres carrés à plusieurs hectares où les Caféiers et leurs arbres d'ombrage meurent.

Source : MNHN, Paris

Les arbres atteints présentent des craquelures de l'écorce consécutives à l'envahissement du cambium par les xylostromes du parasite. Peu après leur feuillage se fane rapidement et la plante meurt. Alors que la progression de la maladie sur les parties souterraines peut s'étaler sur plusieurs années, l'évolution des symptômes visibles sur les parties aériennes est toujours très rapide : quelques semaines.

B. — Dégâts.

Les dégâts sont quelquefois très importants : certaines plantations sont ainsi détruites dans la proportion de 90 %.

C. — Agent.

La relation de cause a effet entre le Champignon et la maladie ne fait aucun doute.

Toutes les fois que nous avons effectué des isolements à partir de cas caractérisés de la maladie, nous avons obtenu le *Clitocybe* en culture pure. La totalité des contaminations artificielles que nous avons effectuées à partir de cultures pures de ce parasite provoquèrent l'apparition des symptômes identiques à ceux observés dans la nature.

Toutes les séries de réisolements effectuées à partir de ces contaminations artificielles nous donnèrent une souche en tout point identique à celle utilisée lors des contaminations.

Bien que, par certains caractères culturaux, le Champignon étudié se rapproche de l'*Armillariella mellea* d'une part, du *Clitocybe tabescens* d'autre part, sa forme parfaite nous permet de le rattacher à l'espèce que R. Heim a signalée autrefois de Madagascar sous le nom d'*Armillariella elegans* (1935) et dont il a précisé récemment les particularités morphologiques.

D. — Espèces sensibles.

A part de rares cas, nous pouvons admettre que toutes les espèces ligneuses tropicales cultivées de Madagascar sont susceptibles de contracter ce pourridié.

La maladie progresse inexorablement, semble-t-il, à des vitesses très variables d'une tache à l'autre, mais correspondant en moyenne à un rang de Caféiers par an. Ce parasite est pratiquement incapable de se propager librement dans le sol. Il ne peut « sauter » d'un hôte à l'hôte voisin qu'à la faveur d'un contact ou mieux d'une greffe entre racines. Ces dernières sont en effet fréquentes entre mêmes espèces.

Nous avons été conduits à admettre que la vitesse d'extension de la maladie était indépendante de la vigueur de l'hôte, de la plupart des propriétés physiques et chimiques du sol, de son pH. Les seuls facteurs semblant avoir une action, au reste très faible, sont :

— la densité du sol, sa teneur en humus, qui semblent défavoriser la maladie; le remplacement du sarclage par l'établissement d'une plante de couverture diminue la vitesse d'extension.

— les arbres d'ombrage, *Albizzia Lebbek* et *A. stipulata*, s'ils exercent une action favorable sur la résistance du Caféier à la maladie, favorisent par contre grandement la propagation du parasite auquel ils sont plus sensibles que la Caféier.

F. — Formation de nouvelles « taches ».

Neuf sur dix des « taches » de pourridié sont situées le long des grands fleuves. L'inoculum initial est très probablement constitué par un morceau de bois flotté transporté par les inondations.

Source : MNHN, Paris

G. — Origine du parasite.

Il est très vraisemblable qu'avant l'établissement des plantations de Caféiers, le pourridié existait déjà dans la forêt malgache avoisinante où il a été, du reste, rencontré par Roger Heim qui l'a mentionné pour la première fois de la forêt primitive du massif d'Ambre.

Lors des inondations, les arbres atteints des pourridiés sont facilement emportés par les eaux et déposés en aval, propageant ainsi la maladie.

II. — Caractères culturaux et pouvoir pathogène de différentes souches du *C. elegans*

Puisque les conditions de milieux n'ont que peu d'influence sur la vitesse de propagation de la maladie et que l'hôte, le Caféier, et ses arbres d'ombrage, présentent une grande constance, on est conduit à penser que seules des variations de virulence du parasite peuvent expliquer les différences observées d'une tache à l'autre dans la vitesse de propagation de la maladie.

Des observations comparatives effectuées sur différentes taches de pourridié et sur les caractères culturaux des souches du *Clitocybe* en provenance de ces sources nous ont permis de mettre en évidence une relation entre cette vitesse de propagation et l'aptitude du Champignon à développer des rhizomorphes.

III. — Nutrition

Nous avons étudié la nutrition du Champignon dans ses rapports avec son parasitisme.

A. — Nutrition azotée et hydrocarbonée.

Le *C. elegans* ne consomme pas les nitrates mais par contre tire parti de la peptone. Il ne consomme pas les sucres en C 5 : arabinose et xylose, mais utilise facilement de nombreux sucres ou composés de sucres en C 6, en particulier le glucose, le maltose, la dextrine et l'amidon.

B. — Influence de la teneur en amidon du milieu sur le développement du Clitocybe.

La croissance du *Clitocybe in vitro* est proportionnelle à la teneur du milieu en amidon. Ce fait, rapproché des études effectuées par Thomas et Leach sur l'*A. mellea*, nous a incité à étudier plus spécialement le rôle de cette substance sur la propagation du pourridié.

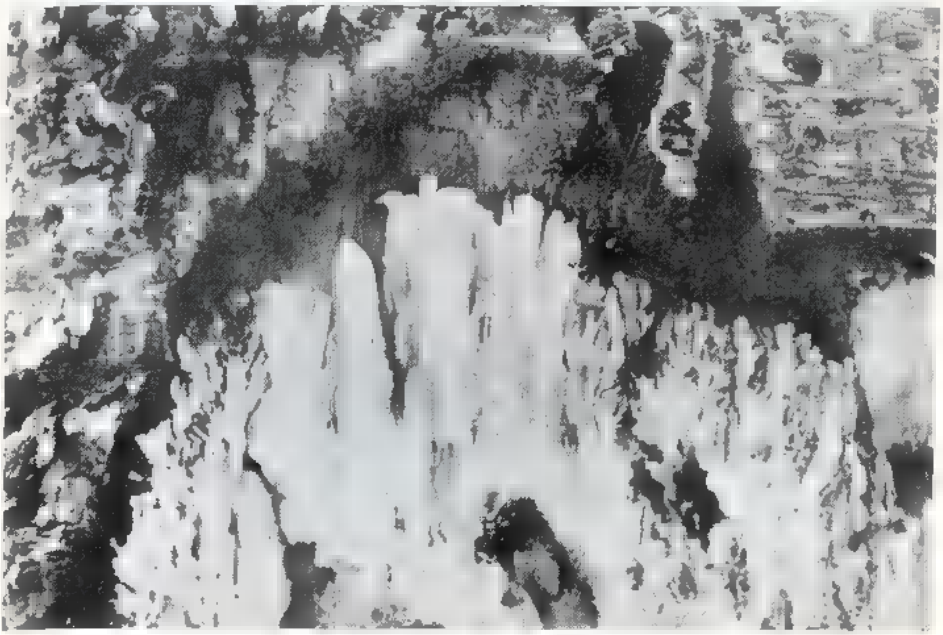
C. — Influence de certains traitements sur la teneur des plantes ligneuses en amidon.

L'ablation de l'écorce selon un anneau à la base du tronc d'un arbre est un procédé connu pour diminuer la teneur des parties inférieures en amidon. Nous sommes parvenu à mettre au point un procédé permettant de préparer à partir d'une plante ligneuse un milieu de culture liquide qui corresponde au reflet exact de sa sensibilité.

La croissance du *Cl. elegans* sur un tel milieu est en relation directe avec la sensibilité de la plante au pourridié.

Ce procédé de préparation nous a permis :

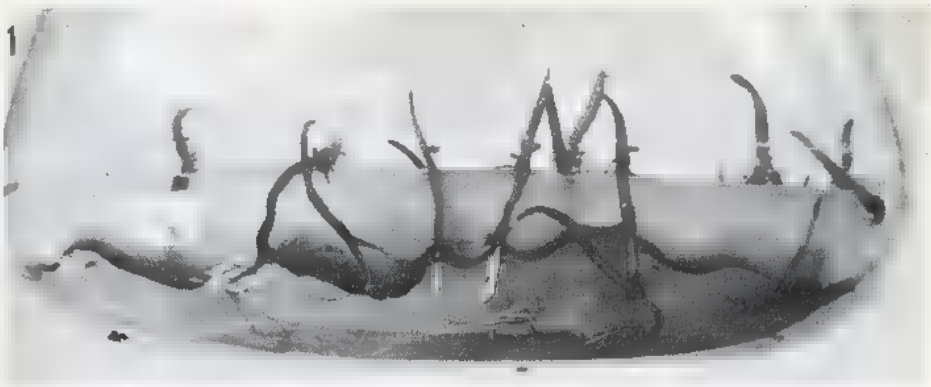
Source : MNHN, Paris

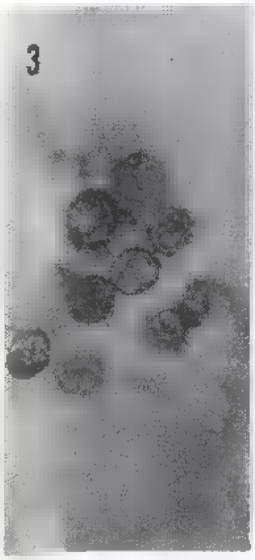


Palmettes au niveau du cambium sur *Albizzia Lebbek*.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris





Clitocybe elegans: Cultures et contamination artificielle sur *Albizzia Lebbek.*

MUSEUM D'HIST NATURE

Source : MNHN, Paris

Clitocybe elegans: Fructifications.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

1) de « tester » *in vitro* la sensibilité de différentes essences d'ombrage au pourridié. Ces tests furent, pour certaines espèces, confrontés à des essais naturels de contamination, suivis pendant 3 ans. Cette confrontation nous confirma la validité de la méthode;

2) de mesurer l'influence de divers traitements sur la sensibilité de l'hôte au pourridié.

C'est ainsi que nous avons pu constater que l'annélation des arbres entraînait par l'intermédiaire d'une baisse d'amidon une diminution considérable de la sensibilité des parties souterraines au pourridié. Des essais en vraie grandeur suivis pendant 2 ans confirmèrent pleinement ces résultats obtenus au laboratoire.

Des applications des solutions hormonées (2,4 D) sur la plaie d'annelage accélèrent la baisse d'amidon et celle de la sensibilité au parasite.

Ces différents résultats nous ont fourni les bases d'une méthode permettant d'arrêter l'extension du pourridié en plantation : anneler un certain nombre d'arbres se trouvant à la périphérie des taches de pourridié; cette zone d'arbres annelés constitue alors un obstacle pratiquement infranchissable au pourridié.

IV. — *Trichoderma viride* et *Clitocybe elegans*

Le *T. viride* est connu comme antagoniste de l'*Armillariella mellea*.

Nous avons examiné ses rapports avec le *Cl. elegans*.

L'étude de sa nutrition nous a tout d'abord montré qu'il consommait les sucres en C 5, délaissés par le *Clitocybe* et qu'ainsi il pouvait fort bien lui succéder dans les souches envahies par le pourridié.

Des séries d'isolements pratiqués à partir de telles souches nous ont bientôt montré qu'en effet le *T. viride* était le successeur immédiat et normal du *Cl. elegans* et qu'il semblait même l'évincer à une certaine distance.

Des séries systématiques d'isolements du *T. viride* à partir de différents sols montrent que cet organisme est plus fréquent dans les sols riches en humus.

Etudiant alors des taches de pourridié établies sur les deux types de sols classiques de Caféières de Madagascar : alluvions et colluviums de bas de pente, nous avons effectué une comparaison entre les trois facteurs :

a) La fréquence du *T. viride*.

b) La virulence du pourridié.

c) L'aptitude de la souche du *C. elegans* à produire des rhizomorphes.

1) On constate alors qu'en terre très riche en humus (certaines colluviums) la faible virulence du pourridié est à rattacher à la grande fréquence d'apparition du *T. viride*.

2) Au contraire, en terre d'alluvions, cette même virulence correspond à l'aptitude de la souche à produire des rhizomorphes.

Des isolements à partir de sol, effectués à la suite de certains traitements anticryptogamiques ayant entrainé une exubérance de développement du *T. viride*, ont mis en évidence l'existence de *Penicilliums* et surtout d'Actinomycètes antagonistes du *T. viride*.

Légendes

Pl. V : en haut, réd. à 1/7; en bas, gr. nat. — Pl. VI : fig. 1, × 3/2; 2, × 5/4; 3, × 750; 4, × 1/3. — Pl. VII : fig. 1, × 2/3; 2, gr. nat.; 3, × 4.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

■

1 — Anonyme. — Rapport Annuel, 1948.

2 — Anonyme. — *Pub. Research. Inst. of Malaya*, 1932.

3 — Barat (H.). — Etudes sur les maladies du Caféier et des arbres d'ombrage dans les plantations de la côte Est de Madagascar, *Compte rendu, Recherche Agronomique de Madagascar*, 1953.

4 — Barat (H.). — Première note sur la maladie du Caféier dans les districts de Mananjary et de Manakara.

5 — Beeley (F.) et Napper (R. P. N.). — Annual report Pathological Division. *Rep. Bubb. Inst. Malaya*, 1936, p. 77.

6 — Benton (V. L.) et Ehrlich (J.). — Variation in culture of several isolates of *A. mellea* from Western white pin. *Phytopathology*, 1941, vol. XXXI, p. 803.

7 — Bliss (D. E.). — The destruction of *Armillaria mellea* in citrus soils. *Phytopath.*, 1951, vol. XLI, n° 8, p. 665.

8 — Bliss (D. E.). — Artificial inoculation of plants with *Armillaria mellea*. *Phytopath.*, 1941, vol. XXXI, p. 859.

9 — Bliss (D. E.). — Controlling *Armillaria* root rot in Citrus. *Univ. of Calif.*, 1934.

10 — Bliss (D. E.). — The relation of soil temperature to the development of *Armillaria* root rot. *Phytopath.*, 1946, vol. XXXVI, n° 4.

11 — Bliss (D. E.). — Relation of soil temperature to *Armillaria mellea* root rot in California. *Phytopath.*, 1941, vol. XXXI, n° 1, p. 3.

12 — Bliss (E. H.). — *Armillaria mellea*, in a mine working. *Trans. Brit. Myc. Soc.*, 14, p. 305.

13 — Boyer. — Etudes sur la biologie et la culture des Champignons supérieurs. *C. R. Soc. Biol.*, 1922, vol. LXXXVII, p. 186.

14 — Butler (E. J.). — Report on some diseases of Tea and Tobacco in Nyasaland.

15 — Campbell (W. G.). — The chemistry of the white rots of wood. *Biochemical Journal*, 1931, vol. XXV, n° 11, p. 2024.

Source : MNHN, Paris

16 — CAMPBELL (W. G.). — The chemistry of the white rots of wood. (III). *Biochemical Journal*, 1932, vol. XXVI, n° 6, p. 1829.

17 — CAMPBELL (W. G.). — Zone lines in plant tissues. *Ann. Appl. Biol.*, 1934, vol. XXI, p. 1.

18 — CARTWRIGHT (K. S. G.) et FINDLAY (W. P. K.). — Studies in the Physiology of wood - destroying fungi. *Annals of Botany*, 1934, vol. XLVIII.

19 — CRONSHEY (J. F. H.) et BARUAY (C.). — Replanting in areas infested by root disease. *Arch. Voor de Rubbercultur*, 1939.

20 — DADE (H. A.). — Collar crack of cacao (*Armillaria mellea* Vahl.). *Dept. of Agric. Gold Coast Bull.*, 1927, 5.

21 — DARLEY (E. F.) et WILBUR (W. D.). — Some relation hips of carbon disulfide and *Trichoderma viride* in the control of *Armillaria mellea*. *Phytopath.*, 1954, vol. XLIV, n° 9, p. 485.

22 — DAVIDSON (R. W.), CAMPBELL (W. G.) et BLAISDELL (D. J.). — Differenciation of wood decaying fungi by their reaction on gallic or tannic acid medium. *J. Agric. Res.*, 1938, vol. LVII, n° 9, p. 683.

23 — DAY (W. R.). — Environment and disease. A discussion on the parasitism of *Armillaria mellea* Vahl. *Forestry*, 1929, 3.

24 — DUFRENOY (J.). — Biologie de *Armillaria mellea*. *Bull. Soc. Path. Végét.*, 1922, vol. IX, n° 1.

25 — EDGECOMBE (A. E.). — The growth rate of several wood inhabiting fungi. *Phytopath.*, 1941, vol. XXXI, n° 9.

26 — EVANS (E.) et GOTTLIEB (D.). — The role of gliotoxin in the soil. *Phytopath.*, 1952, vol. XLII, n° 9, p. 465.

27 — FAHREUS (G.). — On the oxidation of phenolic compounds by wood rotting fungi. *Kimg. Lanth. Hogs. Ann.*, 1949, XVI, p. 618.

28 — FINDLAY (W. P. K.). — The development of *Armillaria mellea* rhizomorphs in a water tunnel. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 1951, 34, p. 146.

29 — FOCAN, KACZAROW et LAUDELOUT. — Influence de l'incinération sur l'influence des maladies radiculaires. *Bull. Agric. Congo Belge*, déc. 1950, vol. XLI, n° 4, p. 921.

30 — FRISON (E.). — De la présence de l'amidon dans le lumen des fibres du bois. *Bull. Agric. Congo Belge*, 1948, vol. IV, p. 869.

31 — GARRET (S. D.). — The soil fungi as a microcoom for ecologist. *Sci. Prog. Lond.*, 1952, vol. XL, n° 159, p. 436.

32 — GARRET (S. D.). — Ecology of the root inhabiting fungi. *Biol. Rev.*, 1950, vol. XXV, n° 2, p. 220.

Source : MNHN, Paris

33 — Garret (S. D.). — Rhizomorph behaviour in *Armillaria mellea* (Vahl.) Quél. I. Factors controlling rhizomorph initiations by A. M. in pure culture. *Ann. Bot. London*, 1953, vol. XVII, n° 65, pp. 63-79.

34 — Gilbert. — Essai de terminologie des organes véliformes et annéliformes des Agaricales et Boletales. *Bull. Soc. Myc.* France, 1947, vol. LXIII, p. 42.

35 — Gooley (J. S.). — Armillaria root rot of fruit trees in the Eastern United States. *Phytopath.*, sept. 1943, p. 812.

36 — Grossbard (E.). — Antibiotics and microbial antagonism in plant pathology. *Endeavour*, 1951, vol. X, n° 39, p. 145.

37 — Haas (H.). — Etwas von Hallimash. Schweiz. R. Pilzkde, 1951, vol. XXIX, n° 8, p. 159.

38 — Hartig (R.). — Vorlaufige Mitteilung ueber den Parasitismus von *Agaricus melleus* und dessen Rhizomorphen, *Bot. Stg.*, 1873, 31, n° 7, p. 295.

39 — Hartig (R.). — Wichtige Krankheiten der Waldbaume. Berlin, 1874, pp. 125-126.

40 — Heim (R.). — L'*Armillariella elegans* Heim. *Rev. de Mycol.*, 1963, tome XXVIII, fasc. 2, p. 89.

41 — Heim (R.) et Bouriquet (G.). — Les maladies des *Albizzia* à Madagascar. *Rev. de Bot. appliq.*, 1937, n° 190, pp. 405-412.

42 — Heim (R.) et Jacques-Félix (M.). — Etude expérimentale sur la spécificité des Hyménomycètes. Nutrition et balancement des caractères morphologiques culturaux chez *Armillariella mellea* et *Clitocybe tabescens*. *C. R. Acad. Sc.*, 1953, 236, pp. 167-170.

43 — Heim (R.) et Jacques-Félix (M.). — Etudes expérimentales sur la spécificité des Hyménomycètes. Les rapports de parentés entre *Armillariella mellea* et *Clitocybe tabescens*. *C. R. Acad. Sc.*, 236, pp. 258-260.

44 — Hendrickson (A. H.). — Oak fungus in orchard trees. *Calif. Agric. Exp. Stat. Circ.*, 1925, 289, pp. 1-13.

45 — Jennison (M. W.), Newcomb (M. D.) et Henderson (R.). — Physiology of the wood rotting Basidiomycètes. *Mycologia*, 1955, vol. XLVII, n° 3, p. 275.

46 — Lamphere (W. M.). — Enzymes rhizomorphes of *Armillaria mellea*. *Phytopath.*, 1934, vol. XXIV, n° 11, p. 1244.

47 — Leach (R.). — Observations on the parasitism and control of *Armillaria mellea*. *Proceedings of the Royal Society*, feb. 1937, vol. CXXI, n° 825, p. 561.

48 — Leach (R.). — Biological control of *Armillaria mellea*. *Trans. Brit. Myc. Soc.*, 1940, vol. XXIII, p. 320.

Source : MNHN, Paris

49 — LEE (J.) et HEWITT. — A survey concerning native pathogen : *Armillaria mellea*. *Phytopath.*, vol. XXIV, p. 1142.

50 — LEROY, SCHILDS et ZELLER (S. M.). — Observations on *Armillaria* root rot of orchard trees. *Phytopath.*, vol. XIX, p. 870.

51 — MALLAMAIRE (A.). — Les pourridiés du Caféier en Afrique occidentale. *Agr. Trop.*, IV, n° 9, 10, p. 508.

52 — MANGENOT (F.). — Recherches méthodiques sur les Champignons de certains bois en décomposition (suite). *Rev. Gén. Bot.*, 1952, LIX, n° 704, p. 477.

53 — MANGENOT (F.). — Acidité ionique et populations fongiques des bois. *Rev. Gén. Bot.*, 1954, n° 721, p. 133.

54 — PICHEL (R. J.). — Les pourridiés de l'Hévéa dans la cuvette congolaise. *Publ. I.N.A.C.*

55 — PLAKIDAS (A. G.). — Infection with pure cultures of *Clitocybe tabescens*. *Phytopath.*, 1941, vol. XXXI, p. 93.

56 — RABECHAULT (H.). — Sur quelques faits d'antagonismes observés dans la microflore de la Caféière. *Bull. Sci. Minist. Colon. Agric. Trop.*, n° 5, p. 292.

57 — REITSMA (J.). — Studies ueber *Armillaria mellea*. *Phytopath. Zeitsch*, 5, 1932, pp. 461-522.

58 — RENNERFELT (E.) et PARIS (Sheila K.). — Some physiological and ecological experiments with *Polyporus annosus*. *Oikos*, 1953, vol. IV, p. 58.

59 — RHOADS (A. S.). — *Rept. Florida Agric. Exp. Stat.*, 1937-1939.

60 — RHOADS (A. S.). — *Clitocybe* root of wood plants in the south-eastern United States. *U. S. Dept. of Agric.*, dec. 1950.

61 — RHOADS (A. S.). — Notes on *Clitocybe* root rot of bananas and other plants in Florida. *Phytopath.*, 1942, n° XXXII, p. 487.

62 — RHOADS (A. S.). — *Clitocybe tabescens* root rot of Citrus trees in Florida. *Phytopath.*, 1948, n° XXXVIII, p. 44.

63 — RHOADS (A. S.). — A comparative study of two closely related root rot fungi : *Clitocybe tabescens* and *Armillaria mellea*. *Mycologia*, 1945, n° 37, p. 741.

64 — RHOADS (A. S.). — Growing new root systems by soil banking. *Phytopath.*, 1942, vol. XXXII, p. 529.

65 — RISBETH (J.). — Observations on the biology of *F. annosus*. *Ann. Bot. Lond.*, 1950, vol. XIV, n° 55, p. 365.

66 — STEYAERT (R. L.). — *Bull. Agric. Congo Belge*, 1949, vol. XL, n° 2.

Source : MNHN, Paris

67 — STEYAERT (R. L.). — Le problème des pourridiés dans les cultures arbustives tropicales et sa portée sur les techniques d'ouverture des plantations. *Bull. Agric. Congo Belge*, 1949, vol. XL, n° 42, p. 1651.

68 — THOMAS (H. E.). — Studies on *Armillaria mellea* (Vahl.) Quél. Infection, parasitism, and host resistant. *Journ. Agric. Res.*, 1934, vol. XLIII, n° 3, p. 187.

69 — THOMAS (H. E.). — Studies on the nature of host resistance to *Armillaria mellea*. *Phytopath.*, 1929, vol. XIX, n° 12, p. 1140.

70 — WALLACE (G. B.). — Armillaria root rot in East Africa. *East African Journ.*, 1935, 1, p. 182.

71 — WALLEN (V. R.) et SHOLKO (A. J.). — Activity of antibiotics against *Ascochyta pisi*. *Canad. Bot. Jour.*, 1951, vol. XXIX, n° 4, p. 316.

72 — WARCUP (J. H.). — Effect of partial sterilization by steam or formalin on the fungus flora of an old forest nursery soil. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 1951, 34, p. 519.

73 — WEBSTER (C. C.), WIEHE (P. O.) et SINEE (C.). — The cultivation of the tung oil tree (*Aleurites montana*) in Nyasaland. *Gov. printer. Zomba, Nyasaland*, 1950, p. 48.

74 — WEINDLING (R.). — Studies on a lethal principle effective in the parasitic action of *Trichoderma lignorum* on *Rhizoctonia solani* and other soil fungi. *Phytopath.*, 1934, vol. n° 24, p. 1153.

75 — WIEHE (P. O.). — The spread of *Armillaria mellea* in tung orchards. *East African Journ.*, october 1952, vol. XVIII, p. 67.

76 — WILKINS (W. H.). — Investigation into the production of bacteriostatic substances by fungi. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, vol. XXVIII, n° 3-4, p. 110.

77 — WOOD (R. K. S.). — The control of diseases of lettuce by the use of antagonism I. The control of *Botrytis cinerea* II. The control of *Rhizoctonia solani*.

78 — WRIGHT (J. M.). — Production of gliotoxin in unsterilized soil. *Nature*, 1952, vol. CLXX, n° 4329, p. 673.

79 — WRIGHT (J. M.). — The production of antibiotics in soil I. Production of gliotoxin by *Trichoderma viride*. *Ann. Appl. Biol.*, 1954, vol. XLI, n° 2, p. 280.

80 — YUSEF. — The requirements of some Hymenomycetes for essential metabolites. *Bull. Torrey. Bot.*, 1953, vol. LXXX, n° 1, p. 43.

Impr. Louis-Jean - Gap Dépôt légal n° 235-63

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris